



TITLE:

長距離移動性イネウンカ類の発生
動態および水稻被害の解析(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

渡邊, 朋也

CITATION:

渡邊, 朋也. 長距離移動性イネウンカ類の発生動態および水稻被害の解析. 京都大学, 1994, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1994-11-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3079787>

RIGHT:

長距離移動性イネウンカ類の発生動態
および水稻被害の解析

1994

渡 邊 朋 也

長距離移動性イネウンカ類の発生動態および水稲被害の解析

目 次

I 序論	1
II イネウンカ類の発生動態	4
1. 世代の定義	4
2. 予察灯誘殺数による年次間変動解析	4
3. 飛来侵入世代の動態	19
1) 下層ジェットの発達状況と 飛来時期および飛来領域	20
2) 水田への飛来侵入動態	36
3) 飛来侵入世代のまとめと考察	50
4. 増殖世代の動態	52
1) イネウンカ類の発生活長および世代密度の変動	54
2) ピーク世代密度の変動	57
3) 各世代の密度変動	61
4) 変動要因の解析	67
5) 天敵類の動態とイネウンカ類の動態への影響	78
6) イネウンカ類および天敵類の空間分布型と分布相関	96
7) 増殖世代のまとめと考察	103
III イネウンカ類による水稲被害の解析	111
1. トビイロウンカによる被害の解析	113
1) トビイロウンカの水田内空間分布と 枯死株の発生量との関係	113
2) 出穂後の加害量と乾物増加量との関係	122
2. セジロウンカによる被害の解析	131
1) 放飼試験による九州北部における被害実態の把握	131
2) 飛来侵入世代による加害量の定量化と分光反射特性	143
3) 増殖世代による加害量の定量化	153
3. 被害解析のまとめと考察	164
IV 総合考察	167
V 要約	173
謝辞	178
引用文献	180

I 序 論

わが国西南暖地の水稻栽培において病虫害の影響は非常に大きく、害虫の中ではニカメイガ *Chilo Suppressalis* (WALKER) とともに、イネウンカ・ヨコバイ類による被害が古くから知られている(宮下, 1961; 末永, 1985)。九州地域におけるニカメイガの発生および被害は1970年代に急速に減少し、1991年の発生面積は約1000ha(水田作付面積の約0.5%)に過ぎない。これに対してイネウンカ類、とくにトビイロウンカ *Nilaparvata lugens* (STÅL), セジロウンカ *Sogatella furcifera* (HORVÁTH) の発生面積は、それぞれ15.9万ha(59%), 22.6万ha(84%), 延べ防除面積はそれぞれ49.8万ha(185%), 42.6万ha(158%)に達している。

水稻を加害するイネウンカ・ヨコバイ類としては、トビイロウンカ、セジロウンカの他にヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* (FALLÉN), ツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps* (UHLER) が知られている。この2種は、イネ科雑草や小麦を冬期の寄主として幼虫期に休眠することにより国内で越冬し、おもに越冬次世代が苗代や本田に侵入する。またヒメトビウンカは縞葉枯病、ツマグロヨコバイは稲萎縮病や黄萎病の病原ウイルスあるいはマイコプラズマの媒介者として知られている。これらが媒介する病害の発生は九州地域では減少しており、1980年代後半からは本2種的水稻害虫としての地位は低下している。

これに対してトビイロウンカおよびセジロウンカは、イネ単食性で休眠態を持たないため日本では越冬できず、毎年梅雨期に中国大陆から成虫が長距離移動してくることが知られている(岸本, 1975)。その実態についてはKISIMOTO(1976)により、梅雨期の気象条件とくに低気圧や前線の動きとイネウンカ類の移動との間に深い関連があることが明らかにされた。その後 SEINO et al.(1987)により、梅雨前線の南側約100-200km、高度1000-3000m付近に出現する南西方向の強風域(下層ジェットと呼ばれる)が、イネウンカ類の移動に関連していることが明らかにされるとともに、下層ジェットの発達時期を知ることにによるイネウンカ類の飛来時期の予測手順が示された。以後、両種をあわせて長距離移動性イネウンカ類と称する。

トビイロウンカは熱帯地域では褐穂黄化病(grassy stunt)や旋葉萎縮病(ragged stunt)などのイネウイルス病の媒介者として、被害をもたらすことが知られているが(RIVERA et al., 1966; LING et al., 1977), わが国におけるこれらのウイルス病の発生は希である(HIRAO et al., 1987)。わが国での本種による水稻の被害は、葉鞘から篩管液を吸汁することによる水稻の生育阻害および枯死が知られている。

長距離移動性イネウンカ類の水田への飛来侵入後の発生動態については、岸本(1965)および久野(1968)により詳細な研究がなされた。それらの結果を概略する

と以下ようになる。トビイロウンカは水田に飛来侵入後3世代を経過し、第3世代目に個体数のピークをもつ増殖パターンが一般的である。雌雄とも翅型に長翅、短翅という二型をもち、長翅型成虫が水田に飛来侵入した後、第1世代ではほとんどの雌が短翅型になる。その後密度の増加とともに長翅型の出現割合が多くなり水田外へ移出する。幼虫のこみあい耐性は非常に高く、飛来世代の平均密度は100株に1頭程度であるが、3世代にわたる幾何級数的な増殖と高い分布集中性により、秋期に坪枯れと呼ばれる水稻の枯死被害を与えることがある。要防除水準としては第1世代短翅雌成虫100株当たり20～30頭（岸本，1978）が広く採用されている。

セジロウンカの雄は長翅型のみであるが、雌には長短翅型があり、トビイロウンカに較べると飛来侵入時期の成虫密度は約10倍と多く、第1世代から長翅型の発現割合が高く、密度ピークは第2世代になることが一般的である。また被害は1950年代に行われた被害解析により、飛来侵入世代およびその後の発生幼虫による吸汁害による生育遅延や収量への影響が知られており、九州地域では飛来侵入世代の株当たり5頭が防除のめやすとされていた。

以上のように、長距離移動性イネウンカ類の生態やその防除に関する基礎的知見は得られているが、近年新しい問題や事例が数多く報告されつつある。たとえばトビイロウンカでは、日本各地で捕獲した飛来個体群の間に密度－翅型反応の遺伝的変異があること(IWANAGA et al., 1985, 1987)や、ひとつの個体群中に水稻抵抗性品種に対する加害特性（バイオタイプ）の異なる個体が含まれていること(SOGAWA, 1992)が知られてきた。また水田へ侵入後第3世代目に個体数のピークをもつ一般的な増殖パターンと異なる発生動態が報告されている（野田，1988；寒川ら，1988）。セジロウンカでは1980年代になって飛来量の増加がとくに著しく（那波，1991）、西南日本だけでなく東日本においても発生が問題となっており（飯富，1992；松村，1992）、水田内におけるピーク世代の早期化（那波，1991）や、侵入密度や時期の変動による発生動態の変化（飯富・児玉，1989）が報告されている。また、出穂期以降の被害が顕著なトビイロウンカと異なり、セジロウンカでは水稻の各生育段階において、異なる加害形態や被害の実態が知られつつある（野田，1987ab；松村，1992；那波，1994）。

現在イネウンカ類の防除はおもに薬剤の使用によっているが、両種とも薬剤に対する感受性の低下が報告されている（遠藤，1989）。また水稻栽培の低コスト、安定生産、および高品質化は環境保全とともに以前よりきびしく要求されている。このような状況のもとでは水田生態系の制御機構を最大限に利用するとともに、薬剤その他の防除技術を機能的に組み合わせたイネウンカ類の総合的害虫管理技術が求められている。

総合的害虫管理技術の開発には、巖・桐谷(1973)によると以下の技術が不可欠である。1)害虫の個体数変動および作物の生長、収量構成過程の動的解析にもとづくモデル化、2)害虫密度や気象条件および防除手段を変化させた場合の害虫発生動態や作物の被害量の定量的な評価法、3)害虫の個体数変動および作物生長過程の的確なモニタリング手法。しかし、那波(1987)も指摘するように、わが国における長距離移動性イネウンカ類の総合管理システムの展開は、長く未解決の課題として残されてきた。これは上述のように発生動態の変化が指摘されているにもかかわらず、近年の精密な動態研究がなされていないことや、動的な被害解析が行われていないことなどが隘路となっていたと考えられる。

わが国では久野(1968)の研究以降、長距離移動性イネウンカ類の個体群動態に関する研究は非常に少ないのに対して、熱帯地域では1970年代後半から各地で詳細な研究が進められており(DYCK et al., 1978 ; KENMORE et al., 1984 ; COOK and PERFECT, 1989 ; KUSMAYADI et al., 1990 ; WADA and NIK, 1992 ; SAWADA et al., 1993), イネウンカ類の動態に栽培環境や天敵類が及ぼす影響が解析されている。またトビイロウンカでは個体数変動過程のモデル化も研究が進められており(KENMORE, 1980 ; HEONG, 1982 ; KHOR and CHUA, 1986 ; HOLT et al., 1987 ; CHENG and HOLT, 1990), それにもとづく防除システムや意思決定モデルも検討されている(CHENG et al., 1990 ; HOLT et al., 1990)。

本論文は、以上の背景にもとづき、わが国における長距離移動性イネウンカ類を対象とした害虫管理技術の開発をめざして、筆者が九州農業試験場（福岡県筑後市および熊本県西合志町）において1987年から1993年にかけて行った研究を取りまとめたものである。研究は、終始トビイロウンカとセジロウンカを対比させながら進め、両種の近年の発生動態と長距離移動の実態を解明するとともに、その結果を踏まえた被害の動的解析を試みた。論文の構成は以下の通りである。

第II章では、まずイネウンカ類の発生の年次間変動を、九州農業試験場における40年間の予察灯誘殺数を用いて解析し、近年の発生動態の特徴を整理した。さらに梅雨期の飛来侵入状況について全国および九州内について下層ジェットとの関連性を示した。また水田内でのイネウンカ類の動態に関しては、KISIMOTO (1976)により長距離移動の実態が明らかになった後の調査は少ないため、飛来侵入世代と定着後の増殖世代を明確に区別した上で、飛来侵入世代については「下層ジェット」との関連にもとづく侵入動態を、増殖世代については1960年代の解析結果（久野, 1968）との比較を変動要因の解析を通じて行い、さらに国内他地域や熱帯地域の発生動態との比較を行った。第III章ではイネウンカ類の加害による水稻の被害形成過程について、植物の生長解析、リモートセンシング技術および第II章で得られた動態解析の結果を援用して定量的な解析を行った。トビイロ

ウンカでは被害発生が出穂後に限定されるため、水田内での分布様式と坪枯れ発生面積の関係、および出穂後の加害量と乾物重の減少量との関係の定量化を試みた。セジロウンカでは、加害時期と被害の特徴を整理することにより、飛来侵入世代雌成虫の産卵行動による葉鞘変色と、増殖世代の吸汁加害とを区別して解析した。第IV章では、長距離移動性イネウンカ類の発生動態および水稻被害解析のまとめを行うとともに、害虫管理技術の今後の展望について論じた。

II イネウンカ類の発生動態

1. 世代の定義

昆虫の世代とは、応用動物昆虫学会(1986)により「母虫から産出された後の発育段階の総体」と定義されている。イネウンカ類のようにわが国で越冬できず、毎年移入する成虫個体群により世代が開始する場合、日本全域での発生を統一的に把握する場合か、あるいは水田での増殖過程を追求する場合かにより発生の経過を表現する方法が異なる(応動昆, 1986)が、本論文では後者の場合を中心に考察をすすめるため久野(1968)に準じて次のように世代を呼ぶことにした。

(1) 飛来侵入世代 (または第0世代, G0)

梅雨期に中国大陆から長距離移動してきた長翅型成虫。なお、この世代の予察灯誘殺数合計値、あるいは平均密度をP0と表現した。

(2) 増殖世代 (または第1, 2, 3世代, G1, G2, G3)

飛来侵入世代の産卵により水田で増殖を重ねた世代。各増殖世代の予察灯誘殺数合計値、あるいは平均密度を上記と同じようにP1, P2, P3と表現した。

2. 予察灯誘殺数による年次間変動解析

イネウンカ類の発生動態の長期変動を解析し近年の変化の特徴を抽出するとともに、その要因について検討することは、両種の個体群管理の方向を明らかにするために重要である。わが国においては久野(1968)の研究以降、水田内の個体群動態に関する詳細な調査は行われておらず、イネウンカ類の発生動態の長期的変化を解析するための資料は、予察灯誘殺数以外には少ない。60W白熱電球を用いた予察灯による水稻害虫の発生活消長調査は、農林水産省の農作物有害動植物発生予察事業の一環として行われており、場所によっては長期間のデータの蓄積がある。ツマグロヨコバイについてはこの予察灯誘殺数を用いて発生動態の地域性や変動要因の解析が行われている(ÔTAKE, 1966; KIDOKORO, 1979; ITO and JOHRAKU, 1982; 平野, 1988など)。予察灯によるイネウンカ類の発生活消長データの解析例として、末永・中塚(1958)による発生変動パターンの地域分類や、MIYASHITA(1963)による変動要因の考察が挙げられる。イネウンカ類の場合、予察灯誘殺数は近接の圃場密度を必ずしも正確に反映していないといわれている(持田・久野, 1962; 末永・中塚, 1958)が、少なくとも予察灯周辺の水田の年次発生のようなマクロな変動は推定可能であり、適切な解析手段を講じることによって多くの情報を引き出すことができると考えられる。寒川・渡邊(1989)、寒川(1989)は福岡県筑後市における予察灯によるイネウンカ類誘殺数を解析し、次の点を明らかにした。1) 初誘殺日は1970年代前半からトビイロウンカでは徐々に遅

くなり、セジロウンカでは逆に早くなる傾向がある。2) 飛来侵入世代の両ウンカの誘殺数比は1954年以降セジロウンカに偏っており、1980年以降その傾向が顕著である。3) セジロウンカでは1970年前後から、一般的に5～7月の誘殺数にくらべて8月の誘殺数が少なくなる。4) 両ウンカとも年次によっては飛来時期（5～7月）の誘殺数に対して、8月あるいは9月の誘殺数の方が少なくなることがある。また松村(1992)は北陸農業試験場内の予察灯データによるセジロウンカの発生動向を解析し、1970年代以降初誘殺日が早くなり、1980年代に入ってから誘殺数が増加傾向にあることを示した。

ここでは予察灯誘殺資料に有効温量を考慮した世代区分を行い、発生動態の長期変動解析および発生パターンの分類を行い、それにもとづいてイネウンカ類の発生動態の変化の実態とその要因について検討した。

調査場所および解析方法

解析には九州農業試験場（福岡県筑後市）内に、無防除水田から北東に約30 m 離れて設置された予察灯の日別誘殺数を用いた。予察灯の調査期間は4月1日から10月31日までで、九州農業試験場では1947年から1990年まで調査が行われていたが、1991年に筆者の所属する担当研究室が熊本県菊池郡に移転したため調査が中止された。予察灯に誘殺された昆虫は毎日午前9時に回収し、前日分の誘殺数とした。イネウンカ・ヨコバイ類に関しては、5月1日から10月31日までの日別誘殺数が、パーソナルコンピュータを用いてデータベース化されていた（渡邊・清野，1988）。本解析では1951年から1990年までの40年間のデータを対象とした。

飛来侵入世代および増殖世代の区分は以下のように行った。九州農業試験場およびその周辺の水稲移植時期は6月下旬であり、梅雨期は通常7月下旬までである。そこで、6月21日から7月20日までの期間内の日別誘殺数の明瞭なピークの開始日を飛来侵入世代の開始日とし、その日を基準に有効温量にもとづいて世代を分けた。明瞭なピークとは原則として合計誘殺数が10頭以上のピークとしたが、上記期間内でこの条件を満たすピークがない場合には最初のピークを該当するピークとした。ウンカの卵から産卵可能成虫になるまでに必要な有効温量Dは、久野(1968)にもとづいてトビイロウンカでは392日度、セジロウンカでは345日度とし、発育零点は両種ともに12℃とした。有効温量の計算には、九州農業試験場内の気象観測露場で測定された日平均気温を用いた。各世代期間中の日別誘殺数の合計値をその世代誘殺数とした。世代の数え方は上に示したように飛来侵入世代を第0世代、増殖世代を第1～3世代とし、各世代の誘殺数をそれぞれP0、P1-3のように表現した。第3世代は10月31日までに終了しない年があったが、その場合は第3世代開始日から10月31日までの有効温量をD'，この期間の合計誘殺数をP3' とすると、 $P3 = P3' \cdot D / D'$ と補正した値を第3世代誘殺数とした。ま

た分散安定化のため（久野，1968；巖，1971），解析には各世代誘殺数に1を加えた後，対数変換した値を使用した。

増殖世代誘殺数の年次変動を説明する要因として，各世代の誘殺数，飛来侵入時期，および気象条件を取り上げて解析を行った。まず各世代の誘殺数（X）と次世代への増殖率（Y）の回帰式の回帰係数bと寄与率を計算した。また世代ごとの誘殺数の対数値を変数として，発生パターンの分類を試みた。このような分類化の手法として，通常主成分分析とクラスター分析が適用されるが，ここでは分類後，その構造を数量的に把握する必要から主成分分析を採用した。気象要素として月平均気温，月降水量を取り上げたが，これらの測定値も九州農業試験場内における観測値を使用した。

結果

飛来侵入世代と増殖世代の誘殺数の年次変動

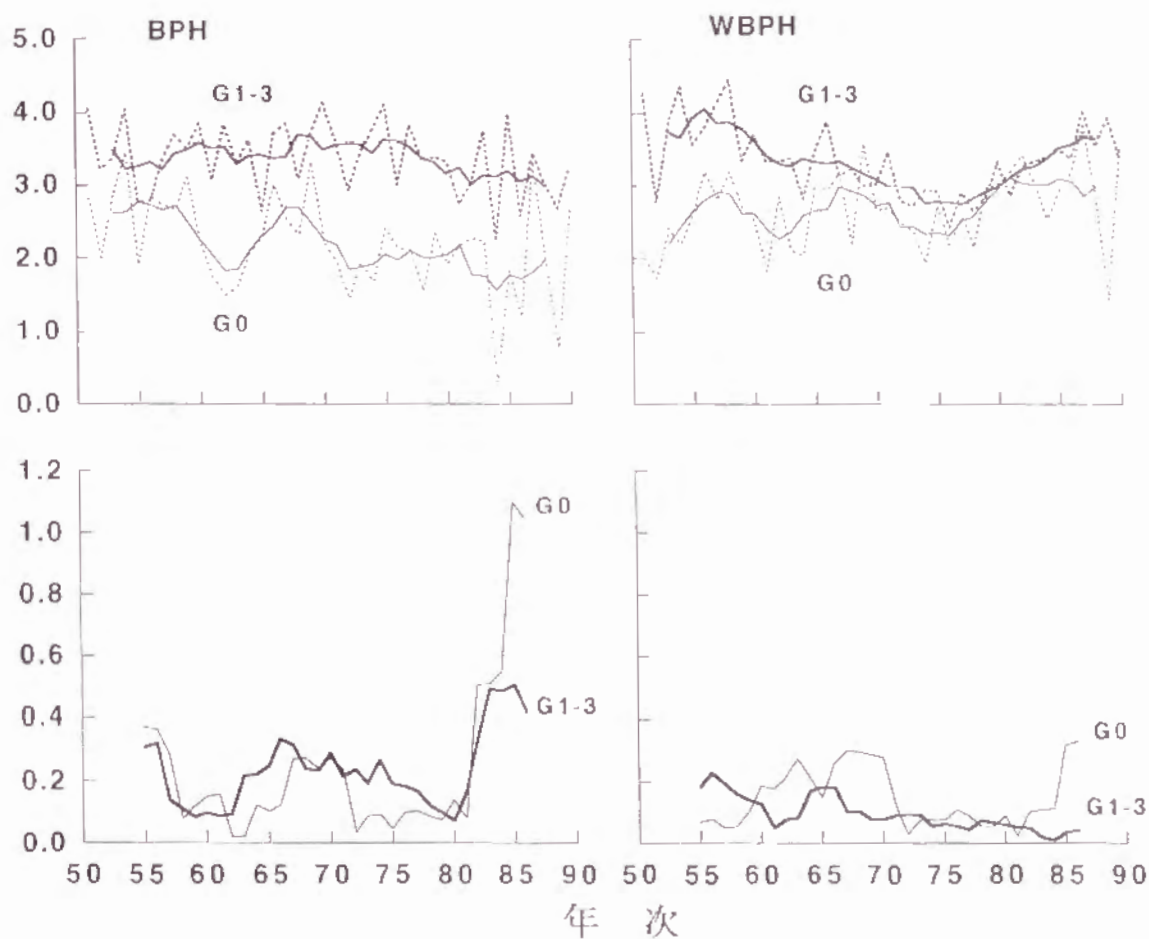
両ウンカの飛来侵入世代と増殖世代の誘殺数（P0，P1-3）の年次変動を5年間の移動平均値とあわせて示した（第2-1図，上）。移動平均値でみると，トビイロウンカの飛来侵入世代は1955年と1967年に誘殺数のピークがあり，1970年代後半以降は低水準で推移した。増殖世代では飛来侵入世代のような明瞭なピークと大きな変動はなく，1968年および1975年にゆるやかなピークがあった以降はなだらかに減少した。一方，セジロウンカの飛来侵入世代は1957年および1967年にトビイロウンカと同様なピークがあったが，その後1970年代中ごろから徐々に増加した。増殖世代は1956年から1970年代中ごろまで減少し続けたが，その後飛来侵入世代とともに増加に転じた。

対数変換値の分散あるいは標準偏差は平均値の影響が除かれているので，変動係数(C.V.)と同様に変動をみる合理的な指数として使える（久野，1968）。ただし，値がある期間の中で常に増加（あるいは減少）する場合は，年次変動の検討に際してその傾向変動を取り除く必要がある。そこで対数変換した各年次の値（A）からそれぞれの年に対応する移動平均値（B）を差し引いた値（A-B）を求め，この値を用いて当該年度およびその前後2ヶ年間の合計5年間の分散値を計算した（第2-1図，下）。トビイロウンカのP0およびP1-3の分散値は1970年代までは0.2前後で推移し，その後1980年代になるとP0では1以上，P1-3も約0.5に急増した。セジロウンカのP0の分散は1960年代に0.1～0.3程度であったが，1970年代には0.1程度に減少し，1980年代に再び約0.3まで増加した。セジロウンカのP1-3の分散はトビイロウンカのそれより低く推移し，1950，60年代にはP0の分散と逆の変動を示したが，年代とともに徐々に減少し1980年代になっても増加しなかった。

世代間増殖率の変化

予察灯誘殺数+1の
対数

誘殺数の分散値



第2-1図 上：九州農業試験場（福岡県筑後市）における，トビイロウンカおよびセジロウンカの予察灯誘殺数の年次変動（破線）および5年間の移動平均（実線）。
下：各年次およびその前後2年間（計5年間）の分散値。
BPH：トビイロウンカ，WBPH：セジロウンカ
G0：飛来侵入世代，G1-3：増殖世代

飛来侵入世代誘殺数 (P_0) と増殖世代誘殺数 (P_1 -3) への増殖率 (P_1 -3/ P_3) との間の回帰係数は、両ウンカとも 0 より有意($p < 0.01$)に小さく、寄与率の値から増殖世代の変動の約50%は飛来侵入量で説明されることが示された(第2-2図, 第2-1表)。また両ウンカとも各年代ごとの値のばらつきには偏りがあった。すなわち、トビイロウンカでは1980年代の値のほとんどは回帰直線より下に位置しており、他の年代にくらべると増殖率が低かった。これに対し、セジロウンカの場合には1950年代は回帰直線の上側、1960年代はほぼ直線上、1970年代はほとんどの年次が直線の下側に位置し、1980年代は再び回帰直線上に多くの年が位置した(第2-2図)。

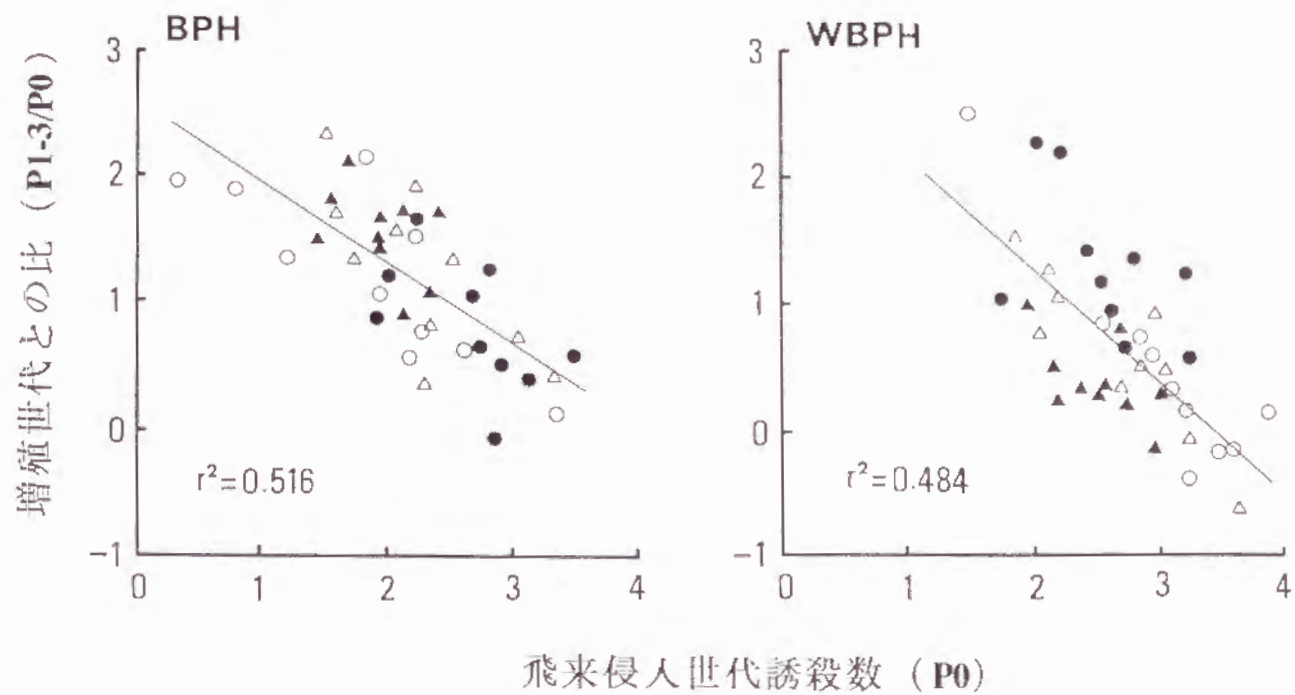
第2-1表に全期間および10年ごとに区切った場合の、各世代の誘殺数と次世代への増殖率の回帰係数(b)および寄与率を示した。トビイロウンカでは P_1 と P_2/P_1 との間にすべての期間で傾きが 0 より有意に小さくなり、第2-2図で示された増殖率の密度依存的な減少はほとんどが P_1 から P_2 への増殖過程に帰結すると考えられた。セジロウンカでは P_2 と P_3/P_2 の間に 0 から有意に小さい b が多く現れた。1971-1980年では P_0 と P_1/P_0 の間で b が 0 から有意に小さく、増殖率の密度依存性が飛来侵入世代からすでに現れていた。これとは対照的に、1971-1980年では有意な関係がどの世代間にも検出できなかった。この原因のひとつとして、1971-1980年は誘殺数の変動幅が他の期間にくらべて小さかったことが考えられた。

発生パターンの分類

主成分分析の結果得られた第1～3主成分の固有値、寄与率、および各変数の固有ベクトルを第2-2表に示した。これによると第2主成分までの累積寄与率がトビイロウンカでは85%、セジロウンカでは77%となり、4世代の発生変動の約80%の情報を2次元に集約できた。

第1主成分を構成する固有ベクトル値は、すべての変数(とくに $P_0 \sim P_2$) で正の値をとった。つまり第1主成分値は誘殺数と正の相関があるので、「発生量の多少」に関わる因子と考えられた。第2主成分の固有ベクトル値は P_0 、 P_1 で負、 P_2 、 P_3 で正の値となった。つまり第0、1世代の誘殺数と第2、3世代の誘殺数との差が大きいほど値が大きくなるので、第2主成分はとくに「第0、1世代から第2、3世代への増殖率の大きさ」を示す因子と考えられた。

それぞれのウンカの第1、2主成分値を平面上にプロットし、各年次のスコアの分布状況(第2-3図)から第1、2象限に分布する年次を群Ⅰ、第3象限を群Ⅱ、第4象限を群Ⅲと大きく3つの群に分類した。それぞれの群は次のように特徴づけられた。群Ⅰ：第2主成分が正の値となる。つまり、後半の世代で増殖率が高くなる年次。群Ⅱ：第1、2主成分がどちらも負の値をとり全世代を通じて発生量が少ない年次。群Ⅲ：第1主成分が正で第2主成分が負、つまり前半の発生量は多



第2-2図 飛来侵入世代の予察灯誘殺数の対数値(P0)と増殖世代総誘殺数比(P1-3/P0)との関係

第2-1表 各世代期間中の予察灯誘殺数と次世代への増殖率との相関.

世代	世代間 増殖率	期間	トビイロウンカ		セジロウンカ	
			b ^b	r ²	b	r ²
P0 ^a	P1/P0	1951-60	-0.26	0.04	-0.39	0.11
		61-70	-0.43	0.34	-0.57	0.22
		71-80	-0.56	0.27	-0.32	0.17
		81-90	-0.17	0.09	-0.70*	0.56
		51-90	-0.33** ^c	0.20	-0.50**	0.25
P1	P2/P1	1951-60	-0.77**	0.67	-0.47	0.18
		61-70	-0.77*	0.41	-0.55*	0.47
		71-80	-0.60*	0.42	-0.39	0.14
		81-90	-0.72**	0.67	-0.97*	0.41
		51-90	-0.69**	0.54	-0.53**	0.19
P2	P3/P2	1951-60	0.17	0.01	-0.76*	0.58
		61-70	-0.11	0.01	-1.38**	0.87
		71-80	-0.15	0.01	-0.67	0.25
		81-90	-0.23	0.04	-0.97*	0.44
		51-90	-0.11	0.01	-0.62**	0.36
P0	P1-3/P0	1951-60	-0.56	0.31	-0.60	0.27
		61-70	-0.84*	0.55	-0.97**	0.78
		71-80	-0.45	0.16	-0.50	0.32
		81-90	-0.61**	0.63	-1.13**	0.84
		51-90	-0.65**	0.52	-0.87**	0.48

^a P0: 飛来侵入世代誘殺数, P1, P2, P3: 第1, 2, 3世代誘殺数.

^b 回帰直線の傾き.

^c 傾き = 0 に対する有意差検定結果 ** : p<0.01 * : p<0.05.

第2-2表 各世代誘殺数の対数値を用いた主成分分析結果

種名		主成分値		
		第1	第2	第3
トビイロウンカ	固有ベクトル			
	G0	0.569	-0.299	-0.124
	G1	0.514	-0.475	-0.338
	G2	0.554	0.295	0.758
	G3	0.324	0.773	-0.544
	固有値	2.292	1.104	0.333
	寄与率	0.573	0.276	0.081
	累積寄与率	0.573	0.849	0.932
	固有ベクトル			
	G0	0.517	-0.424	0.636
セジロウンカ	G1	0.698	-0.161	-0.292
	G2	0.486	0.549	-0.373
	G3	0.092	0.702	0.609
	固有値	1.628	1.435	0.653
	寄与率	0.407	0.359	0.163
	累積寄与率	0.407	0.766	0.929

いが増殖率が低い年次。

各群における世代別誘殺数の平均値からも群ごとの世代間変動パターンの違いが明瞭に示された(第2-4図)。トビイロウンカの場合、群ⅢのP0は他の2群にくらべて真数で約10倍と有意に大きくなったが、P1～P3への増殖率は小さくなった。群Ⅰと群Ⅱとの間ではP0、P1の差はないが、P1からP2、P3への増殖率が大きく異なった。セジロウンカでは群ⅠとⅡの間にP0の差はないが、その後群Ⅰでは誘殺数が増加したのに対して、群Ⅱではほとんど変化しなかった。また群Ⅲは群Ⅰ、ⅡにくらべてP0が有意に大きい、世代を追うごとに誘殺数が減少した。

世代間増殖率でみられた年代ごとの特徴は、主成分分析の結果からも明らかとなった(第2-3図)。トビイロウンカでは1980年代のうち7年は第2主成分が負となり後半の増殖率が上がらなかった。また、1980年代の主成分値は飛び離れた位置や群内でも分布の周辺部に位置することが多く、第2-1図で示された年次変動の大きさがこの図からも読み取れた。セジロウンカの1950年代は、すべて第2主成分が正で増殖率が高い傾向が伺えた。1970年代は1971年を除いて群Ⅱに集まっており、飛来侵入世代の誘殺数が少なく増殖率も上がらなかったことが第2-3図からも読み取れた。

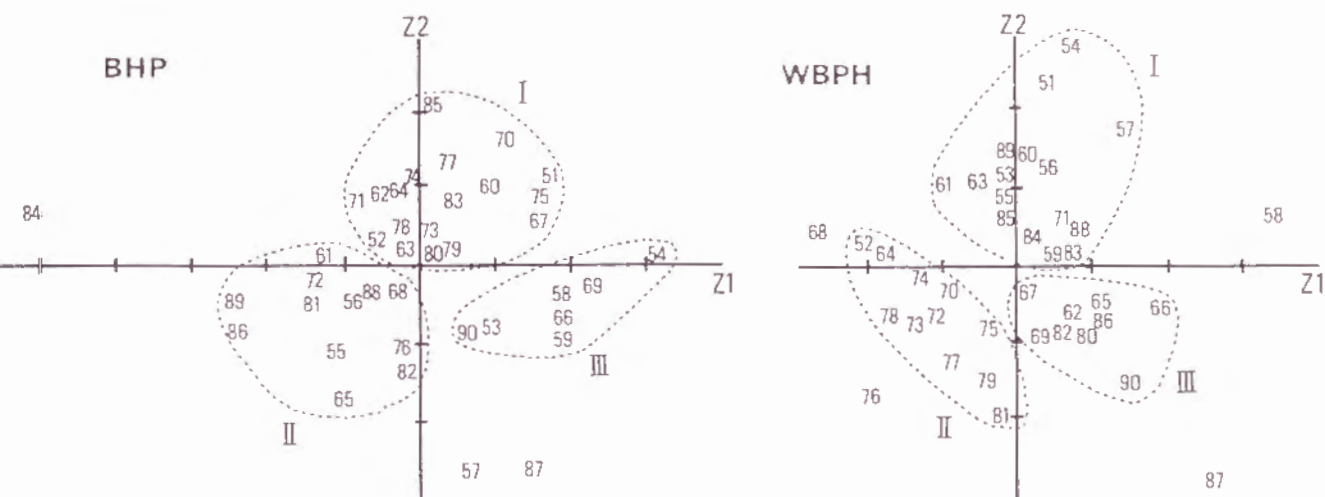
群間の気象要素および飛来時期の違い

群Ⅲのように飛来侵入世代の誘殺数が非常に多い場合は、その後の増殖率が低いことが、回帰分析(第2-2図)や主成分分析から明らかになった。しかし主成分分析で分けられた群Ⅰ、群Ⅱのように、飛来侵入世代および第1世代の誘殺数に違いがないのに、その後の増殖率が異なる場合は、飛来侵入量以外の要因も大きく関与していることが考えられる。そこで飛来開始日(6月21日からの偏差)、7～10月の月平均気温および月降水量について、KRUSKAL-WALLISの検定法を適用して群間の有意差を検出した(第2-3表)。

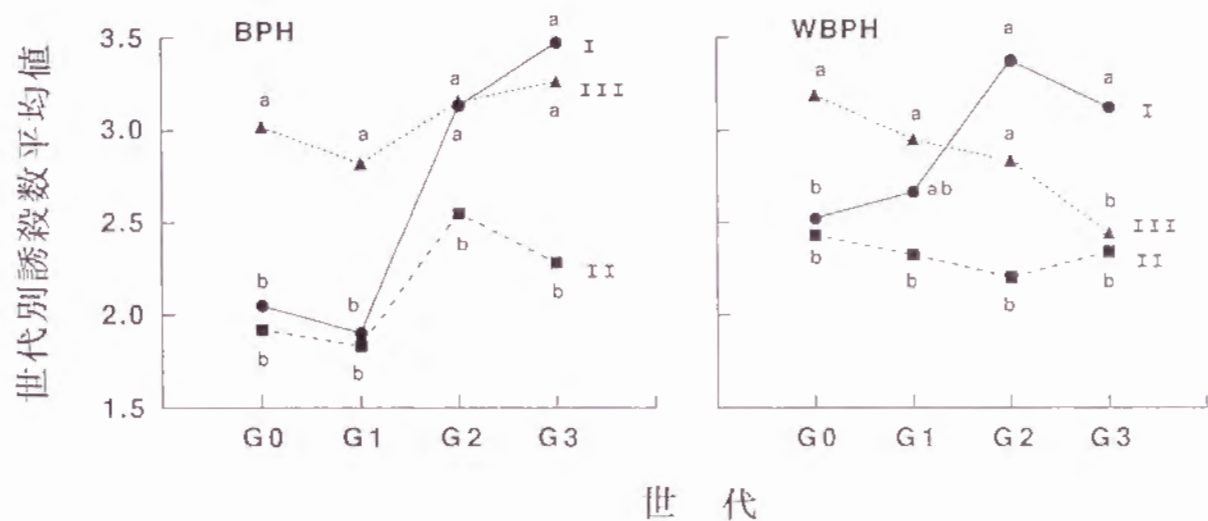
飛来開始日をみると、トビイロウンカで群間の有意差($p < 0.05$)が認められ、群Ⅱにくらべて群Ⅰは飛来開始日が6日ほど早かった。セジロウンカでは飛来開始日に群間の有意差は認められなかった。

トビイロウンカでは増殖世代の増殖率が高い群Ⅰは群Ⅱにくらべて気温が高く、とくに8月には群間に有意差($p < 0.05$)が認められた。つまり飛来侵入量が同程度の場合には、夏の気温が高いほうが増殖世代の増殖率が高くなった。しかし、降水量については群間に有意差はなかった。

セジロウンカでは気温に群間の有意差はなかった。九州農業試験場における梅雨期の降水量は6月中旬から多くなり、6月第6半旬および7月第1半旬にピークを持つ分布を示すが、ウンカ類の誘殺数もこれと同じ時期にピークを示すことが知られている(寒川・渡邊, 1989)。7月の降水量は群Ⅲの値が群Ⅰ、Ⅱにくら



第2-3図 各世代の誘殺数対数値を用いた主成分分析による、第1および第2主成分の散布図。数字は年次を表す。



第2-4図 主成分分析にもとづき分類された各群 (I, II, III) の世代別誘殺数平均値. 図中の異なる記号はSchefféの方法により群間に有意差($p < 0.05$)が認められたことを示す.

第2-3表 主成分分析によって分けられた各群（Ⅰ，Ⅱ，Ⅲ）内の，侵入開始日，および気象要素の平均値

種名	要素	群			K.W. ^a	確率	
		I	II	III			
トビイロウンカ	飛来開始日 ^b	6.8	12.9	10.6	6.14	0.046	
	平均気温 (°C)	7月	27.0	26.8	26.9	0.64	0.727
		8月	27.7	27.2	27.9	6.94	0.031
		9月	24.0	23.3	24.3	4.33	0.115
		10月	17.9	17.5	17.7	1.62	0.446
	降水量 (mm)	7月	313.6	380.6	291.8	1.35	0.510
		8月	180.6	183.4	214.3	0.76	0.686
		9月	188.8	208.4	177.4	0.55	0.762
		10月	107.7	96.8	68.6	3.17	0.205
	飛来開始日	11.7	7.5	8.7	4.36	0.113	
セジロウンカ	平均気温 (°C)	7月	26.9	27.4	26.5	4.89	0.087
		8月	27.5	27.7	27.6	0.95	0.623
		9月	23.8	24.0	23.4	1.21	0.546
		10月	17.7	18.0	17.4	1.88	0.391
	降水量 (mm)	7月	317.7	228.4	510.7	7.25	0.027
		8月	219.9	126.6	199.6	1.36	0.507
		9月	236.3	167.3	141.8	6.81	0.033
		10月	81.4	113.3	85.2	2.95	0.229

^a KRUSCAL-WALLIS 検定結果.

^b 6月21日からの偏差.

べて有意に多かったが、これは降水量が多い年に飛来量が多くなることを示すものと考えられた。9月の降水量に有意差が検出され、降水量が少ない年のほうがセジロウンカの増殖率が低くなった。

考察

わが国におけるトビイロウンカとセジロウンカの発生変動を説明する要因は、梅雨期における海外からの飛来侵入量と、水田へ定着後の増殖率の2つに大きく分けることができる。飛来侵入量の変動には飛来源での発生動態や飛来のための気象条件が大きく影響する。寒川・渡邊(1989)は1970年代前半からイネウンカ類の飛来時期がセジロウンカでは早くなり、トビイロウンカでは遅くなる傾向があることを報告している。さらに今回の解析からも1970年代後半から飛来侵入量はセジロウンカで増加、トビイロウンカではやや減少した。胡ら(1992)は中国大陆におけるセジロウンカの多発生を報告し、その要因として春期の国外（とくにインドシナ半島）からの侵入量の増加、セジロウンカに感受性のハイブリッド品種上での増殖率の上昇、施肥量と栽植密度の増加をあげている。また1980年以後の中国ではハイブリッドライスの回復系として、トビイロウンカ抵抗性遺伝子をもった品種を利用している（胡ら、1992）。わが国におけるセジロウンカの飛来侵入量の増加、飛来時期の早期化、トビイロウンカの飛来侵入量の減少傾向および両種の飛来侵入量の年次変動の増大は、このような中国大陆における発生パターンの変化との関連を示していると考えられる。

両ウンカとも飛来侵入世代誘殺数の増加とともに増殖率が減少した(第2-2図)。さらに主成分分析の結果から、群Iと群IIのように飛来侵入世代の誘殺数が同程度でも、その後の増殖傾向が大きく異なる年があることも明らかになった(第2-4図)。トビイロウンカでは飛来侵入世代(P0)の年次変動の増大に依存して増殖世代(P1-3)の年次変動も増大したが、セジロウンカでは飛来侵入世代と増殖世代の年次変動には並行現象はなく、増殖世代の変動は年次が進むにつれて一貫して減少した(第2-1図)。これらの結果は、飛来侵入世代誘殺数以外にも、イネウンカ類の飛来侵入後の増殖の変動に関与する要因が存在することを示唆している。以下にその要因について検討する。

イネウンカ類の大発生と気象要因の関係については、古くから検討されており（野村、1947など）、高温寡雨が大発生の要因のひとつとされている。今回の解析からもトビイロウンカでは群Iおよび群IIのように飛来侵入量が同程度の場合、増殖世代の増殖率が高い群Iのほうが夏の気温が高くなったが、降水量については群間に有意差はなかった。トビイロウンカの群I、II間には飛来開始時期にも有意差があり、群Iのほうが飛来開始日が6日ほど早かった。KISIMOTO(1977)はトビイロウンカの増殖率が水稻の生育時期により変化することを示した。すなわち増殖

率は移植直後から上昇し、移植後30～50日の水稻で一定となり、出穂2週間前ごろから再び低下した。本報告の結果をKISIMOTO(1977)の報告と併せてみると、群Ⅱでは群Ⅰにくらべて飛来開始日が遅く夏の気温が低いため、第1世代および第2世代の発生時期が遅くなり増殖率が低下することが予想される。そのため両群における第2、3世代の密度の違いがあらわれたのではないかと考えられた。

水稻の生育時期とセジロウンカの飛来侵入量や増殖率との関係は、飯富(1987)、野田(1987)、那波(1991)、松村(1992)で調べられており、晩植の稲ほど飛来侵入量が多く、増殖率が高いことが報告されている。予察灯誘殺数を利用した今回の解析では、飛来侵入開始日あるいは気象条件と増殖率との関係は明らかでなかった。

IWANAGA et al. (1985, 1987)は東アジア各地およびわが国に飛来侵入したトビイロウンカに、密度一翅型反応が大きく異なる個体群が存在することを報告している。飛来侵入個体群の密度一翅型反応の違いは、水田内での増殖の核となる短翅型雌の発生割合を変化させ、個体群の増殖パターンの変化をもたらす要因になると思われる。本解析ではトビイロウンカの増殖率の密度依存的な減少は、どの年代でも第1世代から第2世代にかけて検出された。トビイロウンカの第1世代では通常雌成虫のほとんどが水田内で短翅型になる(久野, 1968)が、第1世代の予察灯誘殺数の値が大きい場合には、この世代においてすでに長翅型雌成虫が高い割合で発生し、短翅型成虫の相対的な減少が増殖率の低下をもたらしている可能性が示された。また、1980年代にトビイロウンカの増殖率が低下していること(第2-3図)や、セジロウンカの増殖率の密度依存的低下が強まっている(第2-1表)原因のひとつとして、個体群の長翅型発現性が近年高まっている可能性が考えられた。

イネウンカ類の発生動態に影響を与えるその他の要因として、予察灯周辺に作付される水稻品種の変化の影響が考えられる。福岡県における作付品種の変遷を毎年発行される九州農業試験場試験研究成績・概要集(農産・水稻)を参考に要約すると以下のとおりである。1963年までは晩生穂重型品種である農林18号が作付面積で首位を占めていたが、1960年代初めに育成された中生短稈穂数型品種ホウヨクが1964年から作付首位となった。その後1969年に登録されたレイホウが急速に作付面積を伸ばし、1970年代前半には50%以上を占めた。1978年からは多収性品種としてニシホマレが導入され、1980年代中ごろには40%以上の作付面積となった。1980年代後半には複数の良食味品種の導入が盛んとなり、1990年にはヒノヒカリ、日本晴、ミネアサヒなどが作付面積の上位を占めた。増殖世代の変動を品種の変遷と重ねてみると、トビイロウンカでは一定の傾向はなかったが、セジロウンカでは穂数型品種が優占した1960年代以降に増殖世代の発生の年次変動

が一貫して減少しており(第2-1図), さらにレイハウが優占した1970年代は他の年代にくらべて増殖率が低くなった(第2-2図)。松村(1992)は, 新潟県の同じ地域において, セジロウンカによる被害の著しい品種間差異を報告している。イネウンカ類の個体群動態に及ぼす水稻品種の影響は, 吸汁阻害などの明らかな抵抗性を指標にされることが多いが, 上記のように感受性品種あるいは同一品種上でも発生動態の変化はある。水稻の移植時期, 生育段階とイネウンカ類の飛来定着率, 増殖率などの関係についてはさらに検討する必要がある。

3. 飛来侵入世代の動態

予察灯誘殺数の変動解析から, イネウンカ類の発生パターンが大きく3群に分けられたと同時に, 種別および年代ごとの変動の特徴が抽出された。1980年代は両ウンカとも飛来侵入量の年次変動が大きくなるとともに, セジロウンカでは飛来侵入量が増加し, トビイロウンカでは増殖世代の年次変動が増加した。これらの状況はイネウンカ類の発生変動の予測が, 一層重要になってきていることを示している。

久野(1968)はトビイロウンカおよびセジロウンカのピーク世代の密度変動要因の約50%は, 侵入世代密度の変動で説明できることを示している。水田内への侵入時期および侵入量を規定する要因を明らかにすることは, 増殖世代の密度変動の要因解析および変動予測を行ううえで非常に重要である。イネウンカ類の海外からの長距離移動は, 南方定点におけるイネウンカ類の採集報告(朝比奈・鶴岡, 1968)により定説となった。その後岸本の一連の研究によりわが国への飛来侵入に関する気象条件として, 梅雨期の気象現象とくに梅雨前線と中国大陸から東進する低気圧の移動経路の重要性が指摘されてきた(KISIMOTO, 1976; KISIMOTO, 1979; 岸本ら, 1982)。これに加えて近年SEINO et al.(1987)は, 梅雨前線の南側に発達する下層ジェットの発達時期とイネウンカ類の飛来量とに密接な関係を見いだしている。世界各地でさまざまな要因にともなう下層ジェットが報告されている。本論文では「梅雨前線の南側, 高度1000~3000mに出現する南西方向の強風域」を下層ジェットと呼ぶことにする。

本節ではまずイネウンカ類のわが国への飛来侵入に直接関係する気象要因として下層ジェットの存在を取り上げ, その発達領域とイネウンカ類の飛来侵入時期および飛来侵入領域との関係を明らかにした。つぎに水田内への飛来侵入時期および量と下層ジェットの発達時期の関係を水田内密度変動とトラップによる捕獲量との関係から解析した。さらに増殖世代の発生変動に大きな影響を及ぼす飛来侵入世代の動態について, 侵入量の年次変動, 分布型, 雌成虫の産卵率および天敵寄生率について解析した。

1) 下層ジェットの発達状況と飛来時期および飛来領域

(1) 全国データの解析

日本全域における下層ジェットの発達状況とイネウンカ類の飛来状況との関係を予察灯誘殺データを用いて解析した。

方法

下層ジェットの発達状態の解析には、渡邊ら(1988, 1990)が開発した「高層天気図を利用した長距離移動性ウンカ類飛来時期予測のためのコンピュータプログラム(LLJET)」を利用した。このプログラムは中国大陸を中心とした、東アジア地域の850 hPa面の風向風速データ(74地点)を入力することにより、全域の風の流れをメッシュ化してあらわすものである。風向風速データは気象庁発行の高層天気図(850 hPa面, 日本時間21時観測)から読み取った。イネウンカ類の全国の飛来状況は、イネウンカ類全国予察灯データベース(渡邊・清野, 1988)を利用した。これは、各県の代表的な予察灯設置地点1~3ヶ所日別誘殺数をパーソナルコンピュータを用いてデータベース化したものである。このデータベースを用いて任意の期間の誘殺数の合計値を求め、その結果を日本地図上にプロットできるソフトを開発した。

まず全国のおもな地点における、1980~85年の梅雨期の誘殺数の変動から飛来波を抽出した。つぎにその期間の下層ジェットの発達状態を解析し、イネウンカ類の飛来侵入地域と下層ジェットの発達時期および発達領域の関係を検討した。SEINO et al.(1987)は九州北部へイネウンカ類の飛来があるときの気象条件として、1)下層ジェットの中心域が九州北部を通る、2)九州北部から引いた流跡線(気塊がどこから流れてきたかを示す軌跡)が、飛来源と想定される地域、たとえば楊子江流域に到達する、3)流跡線に沿う気流の平均速度は20ノット(10m/sec)以上である。ここでは20ノット以上の風域が中国大陸からわが国に連続して存在している場合に、下層ジェットが発達していると判断した。イネウンカ類の飛来量は九州地域から東へ向かうほど少なくなるのが一般的である(KISIMOTO, 1979)が、トビイロウンカはその傾向がセジロウンカにくらべて急激であり、東日本では梅雨期の誘殺数が0のところが多い。そのためこの解析はセジロウンカに限って行った。

結果

1980~85年に32回の飛来波を検出した。また各飛来波の期間中に誘殺が認められた地域(セジロウンカの飛来侵入地域)の分布は、下層ジェットの発達領域と重なる場合が多かった。以下に代表的な飛来波における誘殺数分布と下層ジェットの状態を示した。

第2-5図Aはセジロウンカの飛来侵入地域が太平洋沿岸に限られていた。このと

き下層ジェットは東シナ海南部から西日本の太平洋岸に発達していた。このような飛来パターンは梅雨の初期（6月上中旬）に出現しやすく、解析した飛来波中3回認められた。

第2-5図Bは梅雨期のイネウンカ類の飛来侵入地域と下層ジェットの発達領域のもっとも典型的なパターンである。下層ジェットは楊子江デルタから日本の西南暖地の広い範囲にかけて発達している。セジロウンカの飛来量は九州西海岸にもっとも多く、東へ向かうほど減少している。同様な下層ジェットの発達状況下で飛来量が少ない場合には、セジロウンカの誘殺地域は九州および西日本の一部に限定された。このパターンは梅雨期を通じて現れたが、とくに6月下旬から7月上旬にかけて頻繁にみられた。飛来波の約半数がこのパターンに属した。

下層ジェットの中心域が日本海側に現れる場合、飛来量の多い地域は日本海沿岸に沿って分布し、かつ東北地方にまで飛来が及んでいた(第2-5図C)。このようなパターンは梅雨の後期（7月中下旬）に現れ、今回の解析では32波中7波がこのパターンであった。解析を行った32波のうち24波（全体の75%）に関しては、下層ジェットの発達した領域とセジロウンカの飛来が認められた地域が重なったが、残りの8波については下層ジェットとの関係が明瞭ではなかった。このうち1984年の2例に関しては、セジロウンカの飛来をもたらずに十分な下層ジェットの発達が認められたが、飛来量が他の年次にくらべて少なく両者の関係を検討することが困難であった(第2-4表)。別の2例は明瞭な下層ジェットの存在が確認できなかったが、西日本に限って飛来が観測された。残りの4例では下層ジェットの発達位置と誘殺数の分布域が重ならなかった。これらの事例では850 hPa面での風の流れは毎日急速に変化していた。ここでは下層ジェットの解析は24時間に一度の観測結果にもとづいており、下層ジェットが非常に短い期間に限ってあらわれた場合にはウンカの飛来地域と突き合わせる事が困難なのではないかと考えられた。

(2)九州地域における1987年度の解析

下層ジェットの発達領域の変化に連動したイネウンカ類の飛来侵入状況を詳しく検討するため、九州内4地点のトラップデータの解析を行った。

方法

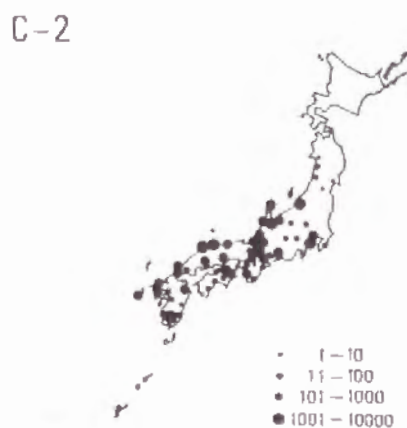
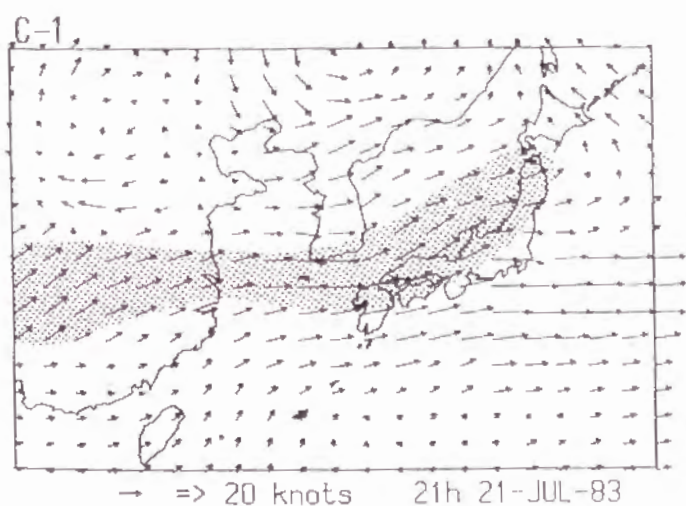
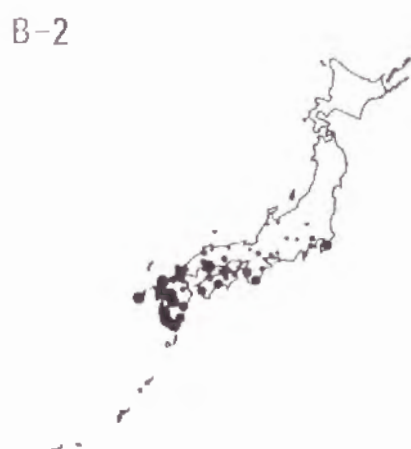
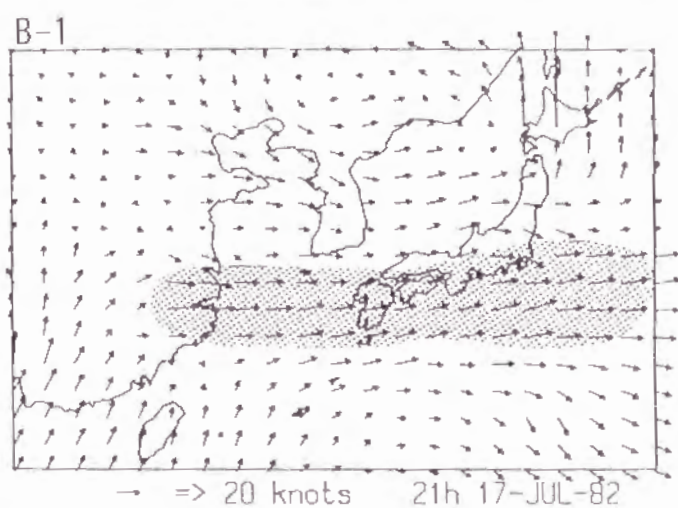
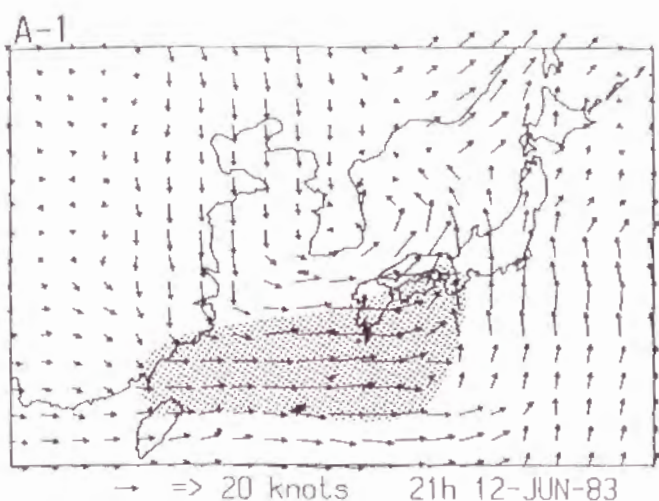
イネウンカ類の飛来データは以下の4地点のデータを利用した。括弧内は、トラップの設置された場所名、緯度および経度（第2-7図参照）。

筑後（九州農業試験場、北緯33度12分、東経130度29分）

諫早（長崎県総合農林試験場、北緯32度49分、東経130度01分）

鹿児島（鹿児島県農業試験場、北緯31度34分、東経130度33分）

石垣（熱帯農業研究センター沖縄支所、北緯24度20分、東経124度10分）



第2-5図 左：850 hPa面の風向風速図。影の部分は風速が20ノット以上の領域。右：セジロウカの予察灯誘殺数の分布。

A-1：1983年6月12日21時。A-2：1983年6月12～13日。

B-1：1982年7月17日21時。B-2：1982年7月16～20日。

C-1：1983年7月21日21時。C-2：1983年7月19～23日。

第2-4表 九州農業試験場（福岡県筑後市）における梅雨期間中の
セジロウンカ予察灯誘殺数.

年次	6 月	7 月	合計
1980	212	1950	2162
1981	1461	319	1780
1982	15	2705	2720
1983	744	1065	1809
1984	33	350	383
1985	17	818	835

筑後、諫早、鹿兒島ではネットトラップ（2 基）を、石垣ではウンカ捕集箱（山下・深町，1982）を使用した。

ネットトラップ調査は、九州農業試験場において岸本(1975)により1968年から開始され、その後当試験場では1991年まで続けられた。調査方法はK ISIMOTO (1976)に準じ、直径 1 m、深さ1.5mのネットを地上10mにつりさげ、毎日午前 9 時に捕獲された昆虫類を回収し前日分とした。同じ規格のネットトラップを調査水田の北 5 m および南 200m に 2 基設置した。そのほかの試験場でもこれに準じたものを使用した。

ウンカ採集箱は内部に20W蛍光灯を取り付け、光源の両側を透明アクリル板で加工したよろい戸がついた45×45×80cmの箱で、中に水盤を入れウンカを捕殺した。すべての地点で梅雨期間中、毎日午前 9 時にトラップを回収し、捕獲されたウンカ類の種類毎の個体数を計数した。

下層ジェットの解析は、気象ファクシミリにより受信された 9，21時（日本時間）の、850 hPa面の天気図から風向風速データを読み取り、既述のプログラムを用いて解析した。

結果

6，7月のイネウンカ類の捕獲パターンは、九州本島の3地点では非常によく一致していたが、石垣は他と異なっていた(第2-6図，第2-5表)。飛来期間中の下層ジェットの発達状況と各地点での飛来状況を以下に述べる。

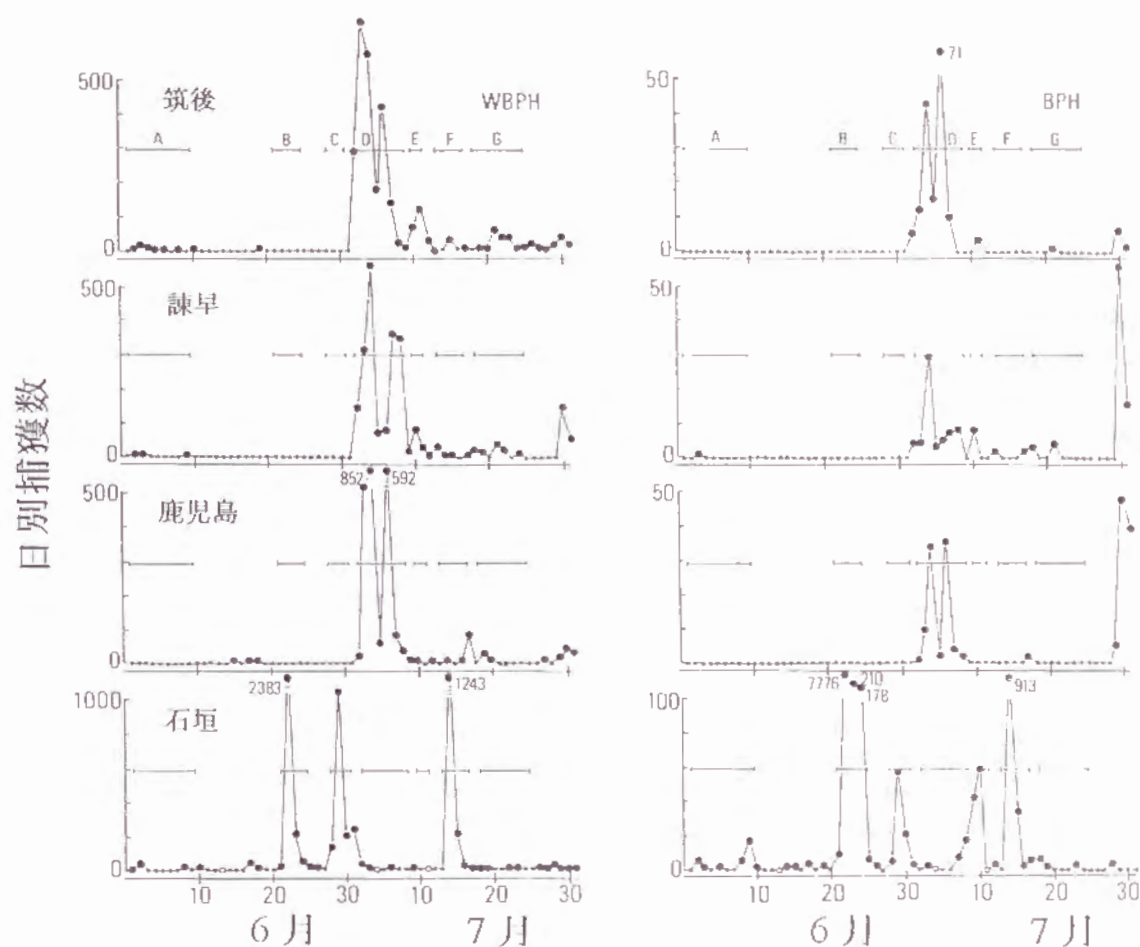
6月1－10日（第2-5表A）：飛来は石垣、諫早、筑後で同時に起った。このとき下層ジェットは南シナ海から琉球諸島および九州本島にかけて発達していた(第2-7図A)。

6月21－25日（第2-5表B）：下層ジェットは、台湾から琉球諸島にかけて存在し(第2-7図B)，石垣にはトビイロウンカが優占の大規模な飛来があった。九州本島には下層ジェットは発達しておらず、飛来はなかった。

7月2－9日（第2-5表D）：九州本島の3地点には大量のトビイロウンカおよびセジロウンカの同調した飛来があった。下層ジェットは中国大陸南部から揚子江河口域、東シナ海をとって西日本全域を覆っていた(第2-8図D)。石垣でもイネウンカ類の誘殺はあったが、九州本島にくらべるとわずかであり下層ジェットも上空に発達しなかった。

7月10－11日（第2-5表E）：下層ジェットが九州北部に存在し(第2-8図E)，明瞭な飛来も筑後と諫早でのみ観測された。

7月18－25日（第2-5表G）：中国大陸中央部から東シナ海、九州にかけて下層ジェットが存在し(第2-9図G)，7月2－9日の状況(第2-8図D)と似ていたが九州本島への飛来量は少なかった。飛来量が7月2－9日と大きく異なった理由は明



第2-6図 1987年九州地域におけるイネウカ類日別捕獲数の推移。
 小黑丸は捕獲数0の日を，白抜きの丸は欠測値を表す。
 図中の横線と記号は飛来侵入期間を示す。
 (第2-5表参照)。

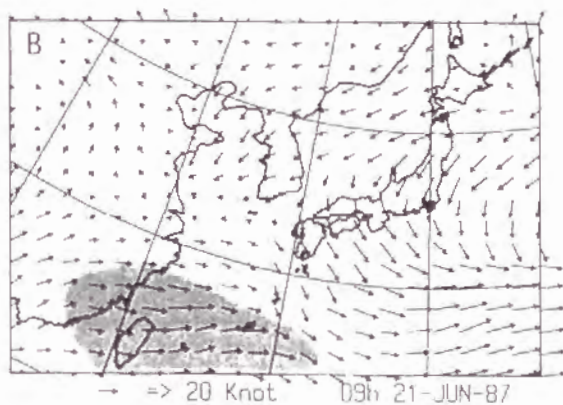
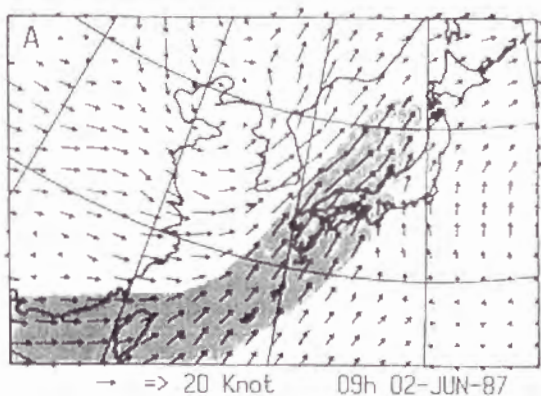
第2-5表 九州地域にイネウンカ類の飛来侵入がみられた期間中の各地点の捕獲数と下層ジェットの存在位置の関係。

			筑 後			諫 早			鹿児島			石 垣		
			WBPH ^a	BPH ^b	LLJET ^c	WBPH	BPH	LLJET	WBPH	BPH	LLJET	WBPH	BPH	LLJET
A	6 月	1-10日	28 ^d	0	○	11	1	○	0	0	○	21	31	○
B		21-25日	0	0	×	0	0	×	0	0	×	3111	8168	○
C		28-7 月 1 日	0	0	×	0	0	×	0	0	×	1603	80	×
D	7 月	2-9日	2325	156	○	1857	60	○	2154	86	○	25	69	×
E		10-11日	202	3	○	103	8	○	1	0	×	10	59	×
F		13-17日	44	0	×	34	2	×	91	1	×	1467	953	×
G		18-25日	162	1	○	76	9	○	25	0	○	7	9	×

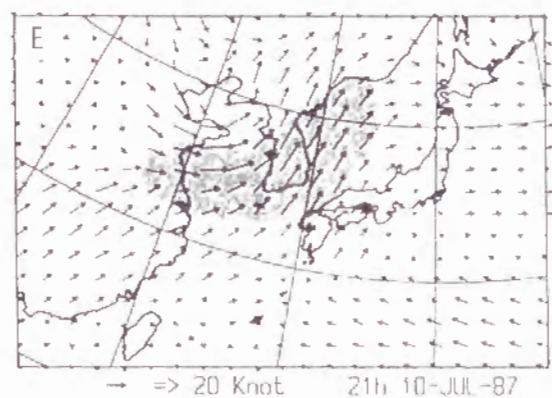
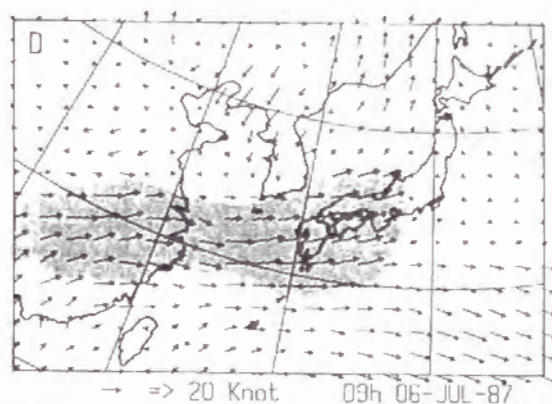
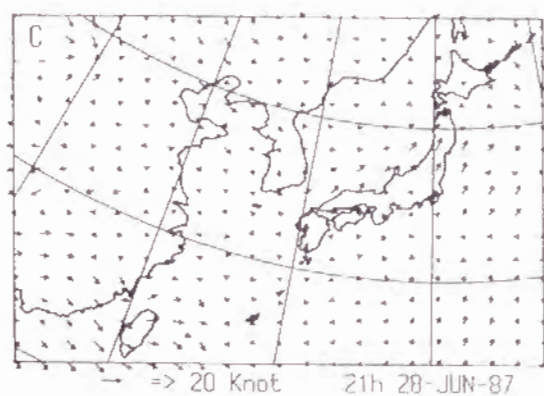
^a WBPH:セジロウンカ ^b BPH:トビイロウンカ

^c ○:SEINO(1987)の飛来侵入が起こる条件を満たしている, ×:満たしていない.

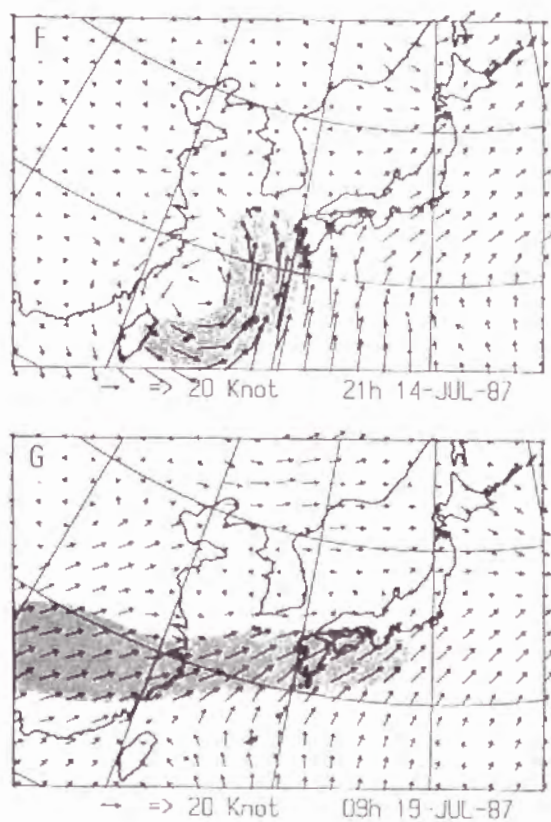
^d 各期間中の捕獲数. 筑後, 諫早, 鹿児島はネットトラップ2個, 石垣はウンカ捕獲箱による結果.



第2-7図 上：トラップによる日別捕獲数調査地点。
中，下：850 hPa面の風向風速図。記号は，第2-5表に対応。
A:1987年6月2日9時。 B:1987年6月21日9時。
影の部分は，風速が20ノット以上の領域。



第2-8図 850 hPa面の風向風速図
C:1987年 6月28日21時, D: 7月6日9時.
E: 7月10日21時.



第2-9図 850 hPa面の風向風速図
 F: 7月14日21時, G: 7月19日9時.

らかでないが、すでに梅雨末期であり飛来源からの移出量が少なくなっていたのではないかと考えられた。石垣では明瞭な下層ジェットが存在と連動しないが、飛来と思われる事例が2回観測された。

6月28日－7月1日(第2-5表C)：セジロウンカ主体の大量な飛来が石垣だけで見られた。このとき20ノット以上の強風域は解析範囲に存在しないが、中国大陆から石垣にかけて一定方向の風が吹いていた(第2-8図C)。

7月13－17日(第2-5表F)：台風8705号が石垣を7月14日9時に通過したが、その後14、15日にトビイロウンカ、セジロウンカほぼ同数の飛来が石垣だけで観測された。20ノット以上の風域は存在したが(第2-9図F)、台風の中心部に吹き込む風であり、下層ジェットは存在しなかった。

(3)下層ジェットの発達時期とイネウンカ類の水田への侵入時期および侵入量の関係

1987～1990年の梅雨期間に、九州農業試験場におけるイネウンカ類の飛来侵入パターンと、下層ジェットの発達期間との関係を調べた。

方法

水田内の個体数調査には見取り法を用いた。見取り調査は、後に述べる個体群動態調査を行った面積約2.5aの無防除水田で、移植後原則として1日おきに行った。調査株数は100～550株とし、イネウンカ類の個体数や調査労力に応じて変化させた。調査株の選定はまず各小区画から東西方向に1列を系統抽出し、その列の全株もしくは一定間隔おきに株を抽出した。イネウンカ類の成虫について種別に雌雄、翅型を計数した。

下層ジェットは、毎日2回気象ファクシミリにより送信されている、850 hPa面の風向風速データから、既述のプログラムを用いて解析し、中国大陆から九州北部にかけての風の流れが、SEINO et al.(1987)の飛来の条件(前述)を満たした場合、九州農業試験場上空に下層ジェットが存在した日とした。

結果

第2-10図に1987～1990年のイネウンカ類の飛来侵入密度およびネットトラップによる日別捕獲数の推移を、下層ジェットの発達期間とあわせて示した。飛来侵入密度およびトラップ捕獲数の年次変動は大きい。どの年も下層ジェットの発達期間中にネットトラップへの捕獲が見られ、引き続いて水田内の密度が上昇していることが読み取れた。以下に各年の移植後の地上の気象状態、および下層ジェットの発達と飛来の概要を述べる。

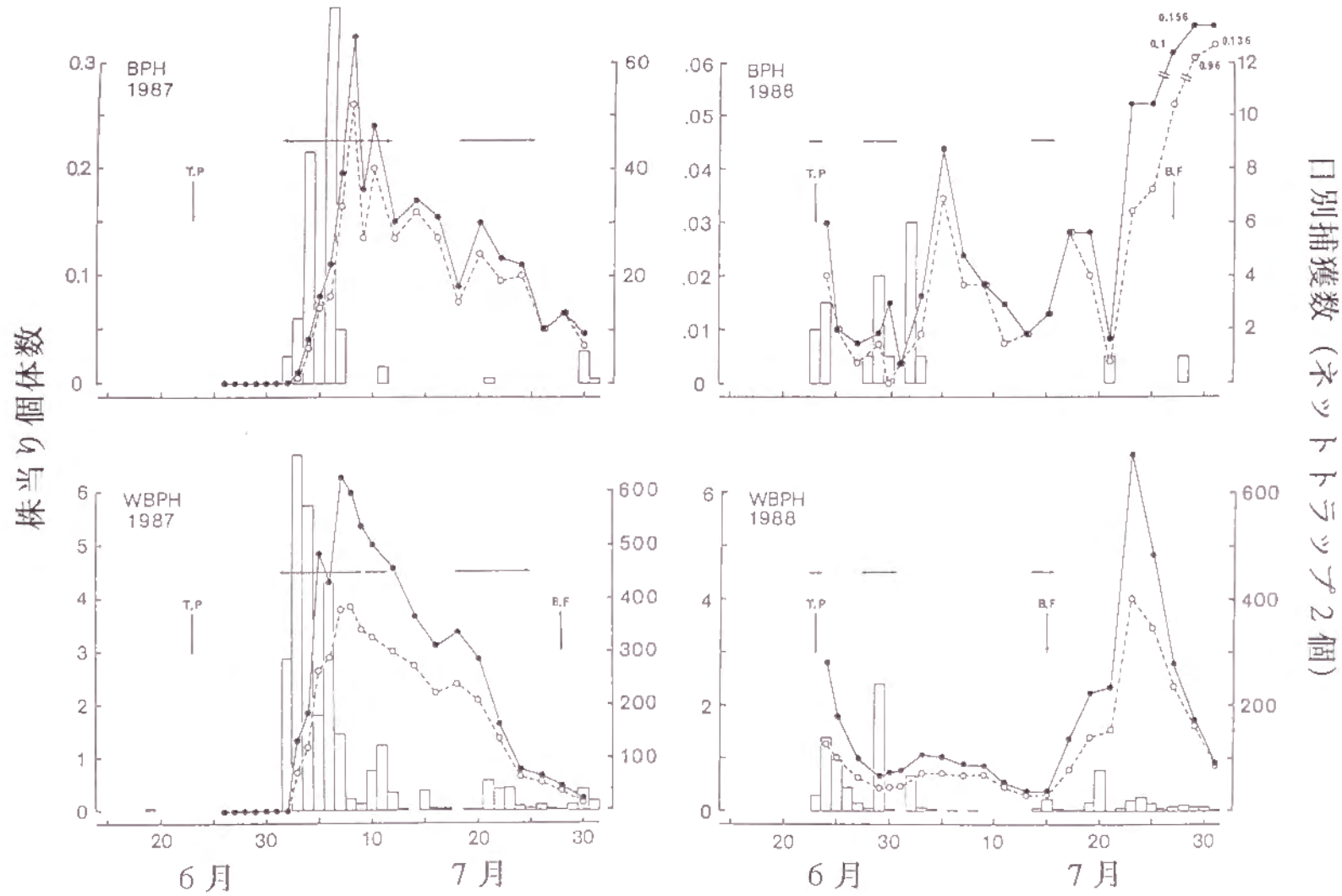
1987年(第2-10図A)：飛来状況については3-1)-(2)で詳しく述べた。移植後の飛来波では7月2～9日が最大で、トビイロウンカ、セジロウンカとも記録的な飛来量となった。水田内の密度もこの飛来波によって急速に上昇し、10日以

降の飛来波による密度上昇はほとんどなく、飛来侵入世代は大きなひとつのピークを形成した。

1988年（第2-10図B）：6月23、24日；九州南海上に存在した梅雨前線が北上し西日本に大雨をもたらした。明らかな下層ジェットは23日のみ発達した。6月28～30日；梅雨前線が南海上で消滅した後、中国大陸東岸から低気圧が東進し、日本海を北陸方面へ抜けた。下層ジェットも低気圧に伴う前線の南側に発達し、30日午後には消滅した。23、24日、28～30日ともにセジロウンカを主体とする飛来が認められた。7月2～4日；両ウンカともネットトラップに捕獲され、その後水田内の密度も特にトビイロウンカで上昇したが、この期間典型的な下層ジェットは発達しなかった。ただし、850 hPa面には20ノット以下ではあるが、中国大陸から九州地域にかけて連続した風の流れが検出された。7月14、15日；西日本に発達した梅雨前線に伴い下層ジェットが発達したが、筑後ではセジロウンカのみ飛来で飛来量もわずか（33頭）であった。水田内密度はトビイロウンカでは6月24日、7月5日および7月17日にピークが現れた。7月17日はネットトラップでの捕獲はなかったが、15日に予察灯に2頭捕獲されていた。

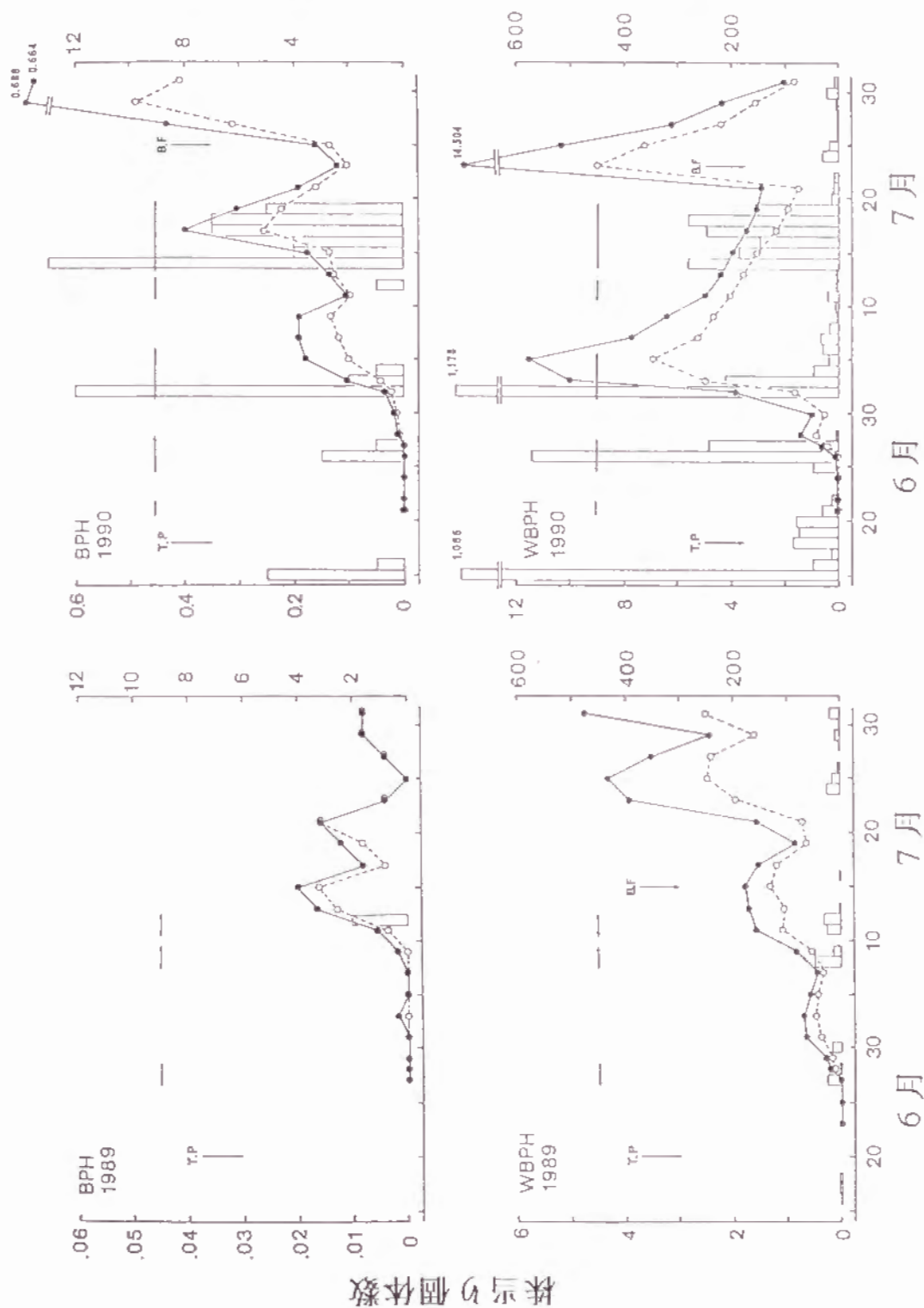
1989年（第2-10図C）：6月27、28日；東シナ海上に梅雨前線がのび、その上に低気圧が発生した。前線は連続して存在したが、下層ジェットは27日のみ発達した。ネットトラップにセジロウンカのみが捕獲された。6月30日にもセジロウンカだけ捕獲されたが、このとき下層ジェットは発達しなかった。7月8～12日；梅雨前線は7月上旬は九州の南海上に連続して発達していたが、7月9日および11日に対馬海峡付近に北上した。下層ジェットは7月8日夜から楊子江河口域から九州にかけて、また7月11、12日には華南、華中全域から九州にかけて発達した。どちらの場合も飛来量はきわめて少なく、とくにトビイロウンカは飛来期間を通じて7月11日にネットトラップ、予察灯どちらもわずかに2頭が捕獲されただけであった。水田内密度はトビイロウンカはトラップでの捕獲に引き続いて7月15日にピークがあった。セジロウンカは6月第6半旬、7月第2、3半旬の飛来による2つのピークがあった。

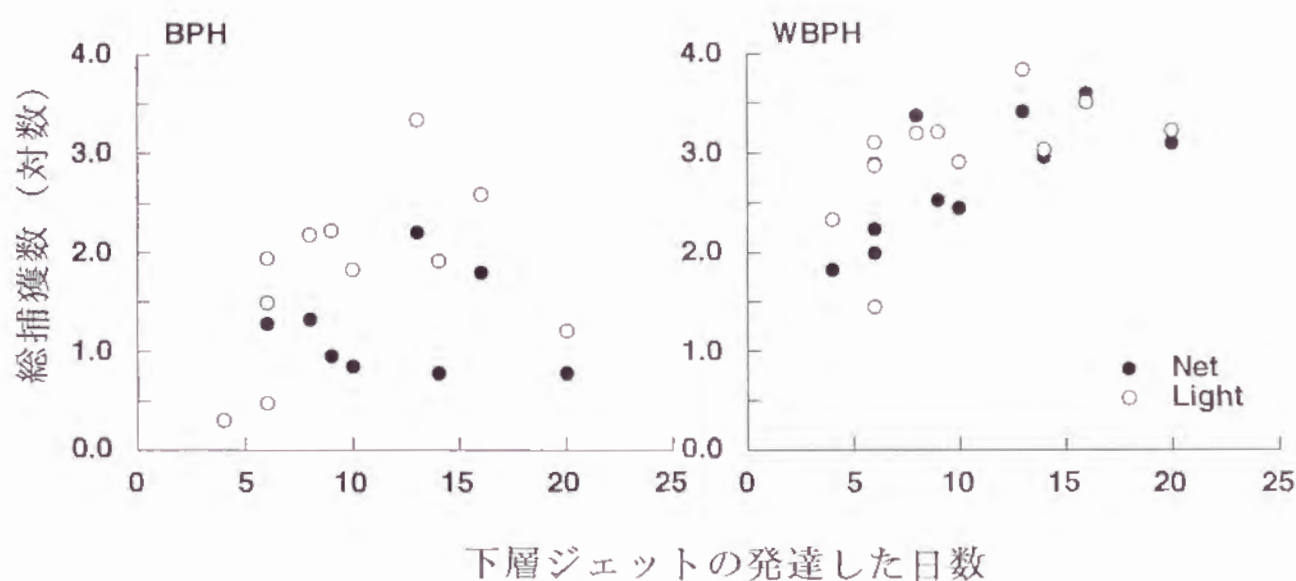
1990年（第2-10図D）：6月18～21日；梅雨前線は華中から朝鮮半島に発達し、楊子江河口域、朝鮮半島、日本海に中心を持つ下層ジェットが発達した。この期間セジロウンカのみ飛来があった。6月25～27日；梅雨前線が対馬海峡付近に停滞し、25日に東シナ海から西日本にかけて下層ジェットが発達し、26日には華南、華中から西日本まで連続した。26日に両ウンカとも飛来ピークがあったが、水田内密度はあまり上昇しなかった。7月2～5日；梅雨前線が九州北部に停滞し、下層ジェットは華南から九州にかけて発達した。12日にはセジロウンカ1178頭、トビイロウンカ12頭がネットトラップに捕獲された。これにより水田内密度



第2-10図 ネットトラップによる日別捕獲数（縦棒）および水田内密度（折れ線）の推移。実線：総成虫，破線：雌成虫。
 図中の横線は下層ジェットの解析から推定された飛来期間。
 T.P：移植日，B.F：最初に短翅雌成虫を確認した日。

日別捕獲数 (ネットトラップ 2 個)





第2-11図 梅雨期間中（6月21日～7月20日）にSEINO et al.(1987)の条件をみたす下層ジェットが存在した日数（横軸）と、イネウンカ類の総捕獲数（対数，縦軸）との関係（1980～1990年）。

第2-6表 梅雨期間中（6月21日～7月20日）にSEINO et al.(1987)の条件を満たす下層ジェットが存在した日数(X)と、イネウナカ類の総捕獲数（対数，Y）との相関関係（1980～1990年）。

種名	トラップ	τ^a		r^b	
ヒメウナカ	ネット	0.309	$p<0.10$	0.407	$0.10< p$
		(0.444) ^c	($p<0.05$)	(0.660)	($p<0.05$)
	予察灯	0.364	$p<0.05$	0.401	$0.10< p$
		(0.578)	($p<0.01$)	(0.728)	($p<0.05$)
セグウナカ	ネット	0.580	$p<0.01$	0.686	$p<0.05$
		(0.622)	($p<0.01$)	(0.756)	($p<0.01$)
	予察灯	0.545	$p<0.01$	0.561	$p<0.10$
		(0.533)	($p<0.05$)	(0.631)	($p<0.05$)

^a KENDALLの順位相関係数。

^b 誘殺数を対数変換した後の相関係数。

^c ()内は1986年を除いた結果。

は急速に増加し、トビイロウンカで約0.2頭／株、セジロウンカで約12頭／株に達した。4日には前線は消滅したが東シナ海に存在した高気圧の周辺部に華中から九州にかけて強風域が発達し、5日までセジロウンカのための飛来があった。7月14～19日；梅雨前線は北上し中国北部から朝鮮半島、日本海にかけて存在した。この期間華中、華南から日本海沿岸に中心域を持つ下層ジェットが広範囲に出現し、両ウンカが連続的に捕獲された。水田内密度はトビイロウンカでは0.4頭／株まで上昇したが、セジロウンカの密度上昇はまったくなかった。

1980～1990年の梅雨期（6月21日～7月20日）における下層ジェットの発達期間の長ささとネットトラップおよび予察灯による捕獲数の対数値との関係を調べた（第2-11図）。両ウンカとも下層ジェットの発達期間が長くなると飛来量が増加する傾向が見られた。相関係数およびKENDALLの順位相関係数 τ を計算した結果を第2-6表に示した。 τ はトビイロウンカでは有意水準10%以下、セジロウンカでは1%以下で有意であった。また飛来期間が長いが飛来量が少ない1986年を除くと相関値はさらに上昇し、相関係数も有意水準1～5%で有意となった。

2) 水田への飛来侵入動態

(1) 飛来侵入密度の年次変動

3-1) においてイネウンカ類の水田への飛来侵入時期および量は、下層ジェットの発達時期とその長さに大きく影響されることが明らかとなった。ここでは水田内での増殖に影響を及ぼすと思われる、飛来侵入世代の飛来時期および密度の年次変動について調査を行った。

方法

平均密度は見取り法による密度推移折れ線グラフを利用して以下のように計算した。久野(1968)は、飛来侵入世代の密度のピーク日をグラフから決定したが、飛来侵入が複数回起こった場合には、ピーク日を決定するのが困難であった。そこで増殖世代（第1世代）のピーク日から、1世代分の有効温量をさかのぼった日を飛来侵入世代のピーク日とし、前後にそれぞれ有効温量の1/2世代分の期間を設定した。この範囲の密度推移折れ線の下の部分の面積を求め、有効温量で除して平均密度を求めた。種ごとの有効温量は久野（1968）にもとづき、トビイロウンカ392日度、セジロウンカ345日度とし、どちらも発育零点は12℃とした。また平均値や分散の計算には対数変換値を用いた。

結果

第2-7表に1987～1991年の株あたり平均密度の平均値と分散を示した。予察灯データに示されたように、セジロウンカの飛来侵入量は増加しており、対数値の平均を真数に変換すると2.41頭、ピーク密度の最高値は11.5頭で久野(1968)の調査当時のそれぞれ23倍および12倍であった。トビイロウンカではこの5年間の平均密度

第2-7表 調査水田における飛来侵入世代の平均密度および
5年間の平均値と分散.

	年次	雌成虫		雄成虫		合計値	
		実数	対数	実数	対数	実数	対数
トビイロ ウンカ	1987	0.121	-0.919	0.022	-1.668	0.142	-0.847
	1988	0.012	-1.917	0.004	-2.377	0.016	-1.788
	1989	0.007	-2.174	0.002	-2.824	0.008	-2.086
	1990	0.147	-0.834	0.052	-1.282	0.199	-0.702
	1991	0.079	-1.102	0.020	-1.695	0.099	-1.003
	平均	0.073	-1.389	0.020	-1.969	0.093	-1.285
	分散	0.004	0.377	0.0004	0.384	0.007	0.377
セジロ ウンカ	1987	2.178	0.339	1.201	0.080	3.379	0.529
	1988	0.617	-0.210	0.295	-0.530	0.912	-0.040
	1989	0.754	-0.123	0.442	-0.355	1.196	0.078
	1990	2.820	0.450	1.465	0.166	4.285	0.632
	1991	3.465	0.540	1.712	0.234	5.177	0.714
	平均	1.967	0.199	1.023	-0.081	2.990	0.383
	分散	1.578	0.118	0.392	0.116	3.537	0.116

第2-8表 飛来侵入世代の予察灯誘殺数の平均値と分散.

		調査期間	
		1987-1990	1961-1966 ^b
トビノウカ	平均値	2.175	2.039
	分散	1.194	0.316
セシロウカ	平均値	2.910	2.453
	分散	1.137	0.270

^a 対数変換 $\log(x+1)$ 後の結果.

^b 久野(1968)による.

は0.052頭、ピーク密度は0.4頭でありそれぞれ久野(1968)の6倍および4倍程度に増加していた。

平均密度の分散値は飛来侵入世代密度の年次変動の大きさの指標となる(久野, 1968)。1961～1966年の分散値はトビイロウンカ、セジロウンカそれぞれ0.233および0.583であった(久野, 1968)。これに対して筆者の調査(1987～1991年)では、それぞれ0.377および0.116となり、久野(1968)の当時にくらべてトビイロウンカでは変動幅が大きくなり、セジロウンカでは反対に小さくなった。予察灯誘殺数の分散を1961～1966年および1987～1990年について計算した結果を第2-8表に示した。予察灯誘殺数の分散はどちらのウンカとも1961～1966年にくらべて、1987～1990年の値が大きくなった。つまりトビイロウンカの分散の変化は予察灯誘殺数と平均密度で同じ傾向を示したのに対して、セジロウンカの予察灯誘殺数の分散は平均密度のそれと逆に1987～1990年に増大していた。これはセジロウンカの飛来量の増加割合にくらべて、水田内の密度増加割合が頭打ちになる傾向があり変動幅が増大しないからではないかと考えられた。

(2)分布様式

イネウンカ類の飛来侵入世代の水田内分布様式については、久野(1968)により解析が行われている。ここでは近年の飛来量の変化に伴う高密度区での分布様式に変化があるかどうかを中心に調査した。

方法

分布様式の解析は1株を単位として久野(1968)の方法に従い以下のように行った。まずランダム分布の前提のもとでは統計量 $I = (n-1) \sigma^2 / m$ が近似的に自由度 $(n-1)$ の χ^2 分布に従うことを利用し、サンプルから求めた I を χ^2 分布の理論値と比較した。その結果ランダム分布からのはずれが有意となった値については負の2項分布への適合性をANScombe(1950)のT検定法を用いて調べた。また平均こみあい度—平均密度(以下 $\bar{m}^* \cdot m$ と略する)の回帰分析法(Iwao, 1968)から基本集合度 α および密度—集合度係数 β の値を求めた。各調査日ごとの集中度の程度を表わすために、久野(1968)のCA指数を計算した。それぞれの分析は密度が0.02以上のデータについて行った。

結果

第2-9表に分布様式の検定結果を示した。トビイロウンカでは株当たりの分布様式が、ランダム分布から有意にはずれていた($p < 0.05$)のは、雌で3例、雌雄合計値で1例のみであった。セジロウンカでは雌で43%、合計値で82%のケースでランダム分布からのはずれが有意($p < 0.05$)と判定され、そのほとんどが負の2項分布に適合した。セジロウンカの密度が1頭/株前後で区分して分布様式を調べた結果も第2-9表に示した。集中分布の頻度の違いを2分割表を用いた χ^2 検定によ

第2-9表 株を単位とした飛来侵入世代の分布様式のランダム分布および負の二項分布への適合度検定結果^a.

	総サンプル数	ランダム分布に 適合した サンプル数	ランダム分布に 適合しなかった サンプル数	負の二項分布に 適合した サンプル数
トビイロウンカ				
♀	26	23	3	3
♀ + ♂	31	30	1	1
セジロウンカ				
♀ (1>) ^b	26	14	12	12
(1<)	30	18	12	11
Total	56	32	24	23
♀ + ♂ (1>)	21	3	18	16
(1<)	35	7	28	24
Total	56	10	46	40

^a 有意水準 $p=0.05$.

^b 1>:密度1.0以下, 1<:1.0以上.

第2-10表 セジロウンカ飛来侵入世代におけるIWA0(1968)の^{*}m-m回帰分析結果.

密度 (1 / 株)		N	α	β	r^2	
1 >	♀	26	-0.006	1.290	0.833	p<0.01
	♀+♂	21	0.040	1.466	0.886	p<0.01
1 <	♀	30	0.199	1.007	0.969	p<0.01
	♀+♂	35	0.461	1.038	0.974	p<0.01
合計	♀	56	0.129	1.028	0.985	p<0.01
	♀+♂	56	0.336	1.062	0.982	p<0.01

り調べた結果、密度の大小による分布様式の変化はなかった($p>0.05$).

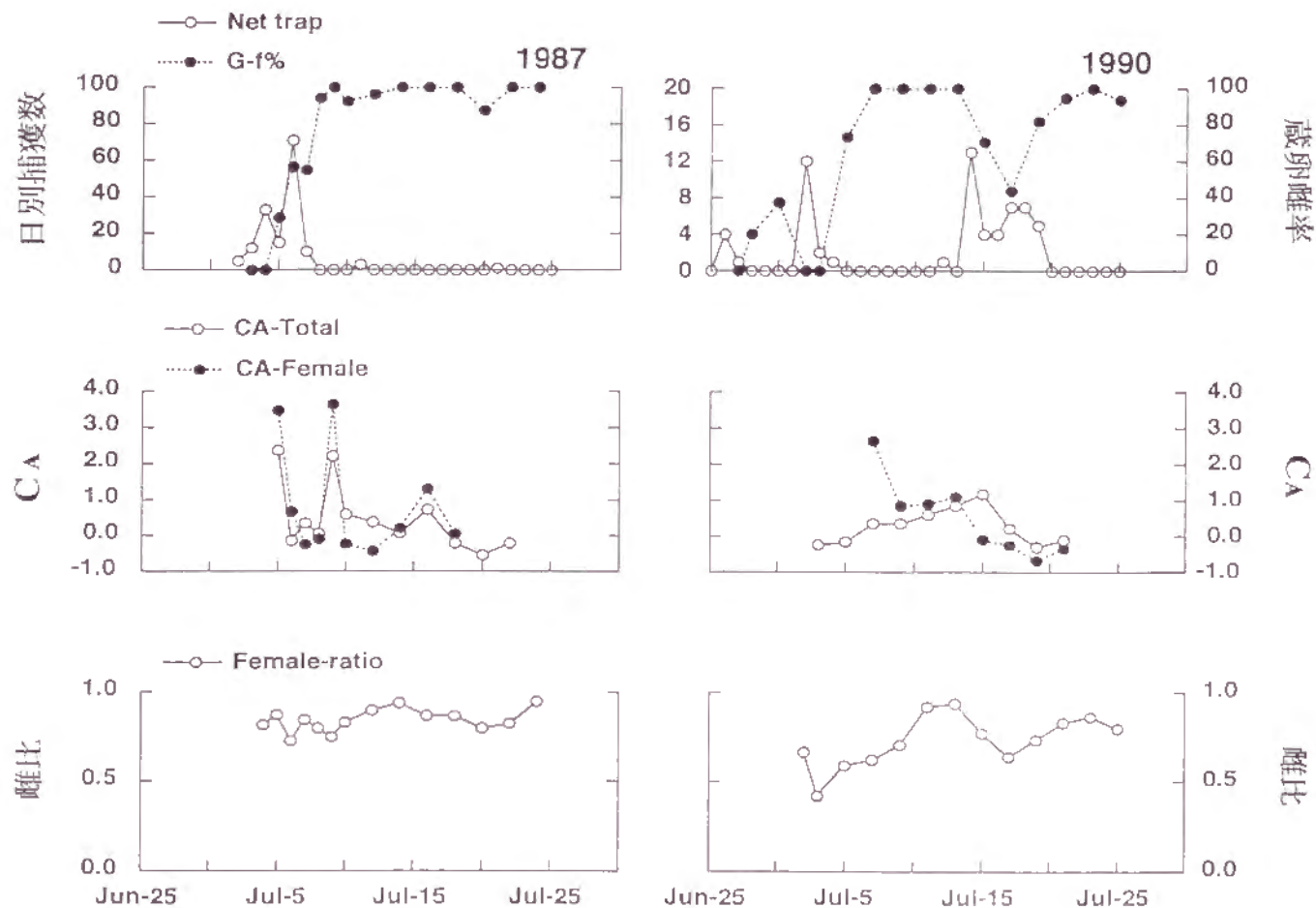
セジロウンカについては第2-10表に \hat{m} - \hat{m} 回帰分析による指数 α , β の値を示した. 集中度の程度を示す β は雌および合計値いずれも1頭/株より低い密度での値が1頭/株以上に比べて大きくなったが, 傾きの有意差検定を行った結果, 両者に違いはなかった($p>0.05$). すべての密度を込みにして計算した場合の β は雌, 合計値でそれぞれ1.028, 1.062となった. 那波(1991)はセジロウンカの飛来侵入世代における同様な調査から合計値の β として1.213を得ている. また久野(1968)のデータから那波(1991)が求めた結果は $\beta=1.297$ であった. これらの調査はほとんどが1頭/株以下のデータを用いて計算されている. 那波(1991)は2頭/株以上の密度になった場合には, 集中度の程度は弱くなるのではないかと述べているが, 筆者の上記の解析からは分布集中度は密度が増加しても変化していないと判断された.

水田に侵入したウンカの集中度の経時的な変化を調べるために, 飛来量の多かった1987年および1990年のトビイロウンカのネットトラップ捕獲数, CA および雌比率(雌/合計値)の日変化を第2-12図に示した. 第2-9表に示したように, トビイロウンカの分布型はほとんどランダム分布とみなせたが, 集中度がランダム分布から有意にずれた場合, CA はどの場合も合計値にくらべて雌のみの場合のほうが大きくなった. トラップ類に捕獲されたイネウンカ類の雌雄の比率は雄に偏っている場合が多いが, 水田内の比率は雌に大きく偏っていた.

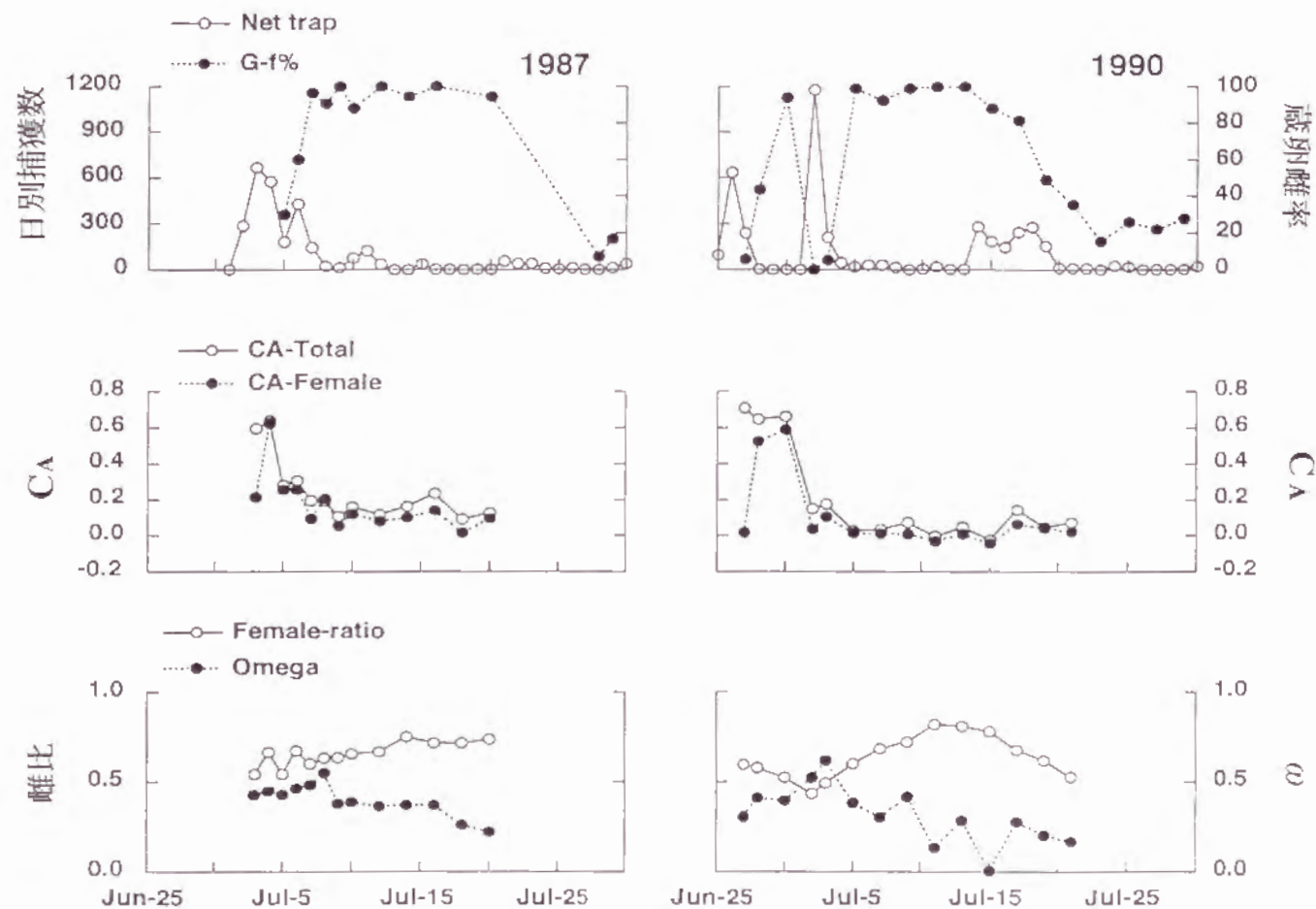
セジロウンカについて調査日ごとの CA の変化を第2-13図に示した. どちらの年も水稻移植後はじめて飛来があった直後の CA は高かったが, その後急速に低下し0~0.2前後で安定した. 2度目以降の飛来波では CA の上昇はなかった. また侵入密度の低かった1988, 1989年ではこのような明瞭な傾向はなかった. セジロウンカは水田内へ侵入後の移動分散により分布集中度が減少すると考えられた. β 値および CA 値どちらも, 雌のみを用いて計算した結果にくらべて, 雌雄合計値による計算値がわずかに高くなった. セジロウンカの雌の比率および分布の重なり程度を示すIWAQ(1977)の分布相関指数 ω の経時的変化も第2-13図に示した. ω は-1から1の値をとり, 2種の分布が完全に重なる場合 $\omega=1$, 2種が独立に分布する場合 $\omega=0$, 2種の分布がまったく重ならないと $\omega=-1$ となる. 1987, 1990年とも飛来直後の ω は0.5前後で, その後徐々に低下した. 雌の比率は ω と逆に徐々に上昇した. ω の低下は雄が死亡, あるいは移出により雌より早く密度が低下するためと思われた.

(3)雌成虫の産卵率の変化

イネウンカ類の長距離移動のきっかけとなる水田からの移出は, 成虫の未成熟期間(teneral period)に起こることが大久保(1980)によって明らかにされている.



第2-12図 飛来侵入世代のネットトラップによる捕獲数，水田から採集した雌成虫の産卵率，分布集中度CA，および雌比の日変化。
(トビイロウンカ)



第2-13図 飛来侵入世代のネットトラップによる捕獲数，水田から採集した雌成虫の蔵卵率，分布集中度CA，および雌比の日変化。
(セジロウンカ)

ここではイネウンカ類の水田へ飛来侵入後の定着状況の指標として、水田内のトビイロウンカおよびセジロウンカ雌成虫の蔵卵率の変化、ネットで捕獲された個体の蔵卵率および産卵前期間などを調査した。

方法

水田内の雌成虫の蔵卵率の変化は1987年および1990年に調査した。トビイロウンカは見取り調査を行った際に、腹部の膨らみ程度から蔵卵、未蔵卵を区別して記録した。セジロウンカは肉眼で蔵卵の有無を確認するのが困難であったため、水田内で吸虫管を用いて採集した雌成虫を70%エタノール中に保存し、実体顕微鏡下で解剖し成熟卵を1個以上保持する個体を蔵卵雌成虫とした。ネットトラップに捕獲された個体も同様に調査した。産卵前期間は1988年に調査した。ネットに捕獲された直後の生存個体を雌雄1対ずつ芽だし苗で飼育し、毎日餌を交換し産卵の有無を調べた。1個以上の産卵が認められた日を産卵開始日とした。

結果

水田内のトビイロウンカおよびセジロウンカ雌成虫の蔵卵率を、ネットトラップによる捕獲数の推移とあわせて第2-12図、13図に示した。両ウンカの蔵卵率の推移は、基本的に同じであった。すなわち1987年の蔵卵率は、飛来のピークから4日目にほぼ100%に達し、その後の飛来侵入により変動したが常に90%以上で推移した。1990年は6月25～27日に移植後最初の飛来があり、6月30日には蔵卵率がトビイロウンカでは約40%、セジロウンカでは100%近くに達した。その後7月2日にピークをもつ大規模な飛来があり、蔵卵率は再び0%近くに低下した。これは第2-10図に示したように、6月下旬の飛来にくらべて7月第1半旬の飛来による水田内の密度上昇が大きく、そのため7月2、3日に水田で観察あるいは採集されたセジロウンカの大部分が、新しく飛来侵入した個体であったことを示している。蔵卵率はピークから3日後の7月5日には再び100%近くに上昇した。両ウンカの産卵前期間は、飛来侵入後から約3日(第2-11表)であり、水田内の蔵卵率の上昇はこれに一致した。

1990年にネットトラップで捕獲されたセジロウンカの飛来波別の蔵卵率を第2-12表に示した。6月14～22日および7月16～19日の飛来波で7～9%の雌が蔵卵していた。また6月14～22日の飛来波では6月20日のみ蔵卵雌が13頭捕獲されたのに対して、7月16～19日の飛来波では毎日4～13頭の蔵卵雌が捕獲された。なおトビイロウンカは蔵卵個体は観察されなかった。KISIMOTO(1976)は飛来侵入時期の後半にネットトラップで捕獲されたセジロウンカの蔵卵個体の割合が増すことを報告している。片山(1987)は予察灯に捕獲されたウンカ・ヨコバイ類の交尾、蔵卵状態について調べているが、トビイロウンカではすべての個体が未交尾、未成熟だったのに対して、セジロウンカでは少数だが、既交尾で蔵卵した個体を観

第2-11表 飛来侵入世代の長翅雌成虫の産卵前期間

種名	産卵前期間（日）		
	N	平均値	S. E.
トビイロウンカ	14	2.93	0.14
セジロウンカ	14	3.21	0.22

察している。鹿児島農業試験場の調査でも大型吸引トラップ（地上12m）に捕獲されたセジロウンカの蔵卵雌割合も同様な傾向があった（鹿児島県農試、1993）。

(4)寄生性天敵の寄生率

イネウンカ類の天敵の飛来侵入世代の動態については、イネウンカ類そのものの密度が高くないこともあり、あまり詳しく調べられていない。ここでは、幼虫および成虫に寄生するカマバチおよびネジレバネの、飛来侵入世代の成虫に対する寄生率の年次変動を調査した。

方法

飛来侵入世代の寄生率は、ネットトラップに捕獲されたイネウンカ類を実体顕微鏡下で解剖し、寄生の有無を調べることにより求めた。なお、1989年はネットトラップによる捕獲数が少なかったので、予察灯に誘殺された個体を用いて寄生率を求めた。

結果

寄生性天敵の寄生率の年次変動を第2-12表に示した。カマバチの寄生率はトビイロウンカでは雌で1.5～8.0%，雄で0.0～1.4%と調査を行った5年間を通して低かった。セジロウンカではカマバチの寄生率が雌で8.2～29.8%，雄で0.0～10.6%であった。両ウンカとも雌のほうがカマバチの寄生率が高かった。

ネジレバネの寄生率はカマバチにくらべて低く、トビイロウンカではまったくみられなかった。セジロウンカでは雌の被寄生率は1%以下、雄で4%以下であった。ネジレバネに寄生されたウンカ類は、生殖腺がおかされ雌雄の区別ができない個体（間性と呼ぶ）が出現する（江崎・橋本、1937）。本調査では間性の個体を雄に区分したが、ネジレバネに寄生された個体の大部分はこの間性であり、雌雄の区別が可能な個体に限った被寄生率には雌雄の違いはなかった。

久野(1968)は1965、1966年に、予察灯に誘殺された飛来侵入世代のウンカ・ヨコバイ類の天敵寄生率を調査している。その結果ではカマバチがトビイロウンカ、セジロウンカとも1%前後、ネジレバネは2%前後となっている。またKISIMOTO(1976)は1969～1972年のネットトラップで捕獲されたイネウンカ類雌成虫の寄生率を調べている。それによるとトビイロウンカではカマバチおよびネジレバネの寄生率がそれぞれ0～9%，0～6%，セジロウンカではそれぞれ0～18%，0～23%であった。北村(1987)は、1978～1983年の島根県の水田内で、また北村・西方(1987)は1984年に予察灯を用いて、イネウンカ類に対する天敵類の寄生率を調べた。この場合、飛来侵入時期の、セジロウンカに対するカマバチの寄生率は10～20%であった。筆者の調査をこれらの結果を総合すると、近年の飛来侵入世代のセジロウンカにおける、カマバチの寄生率が安定して高い値を示しているこ

第2-12表 飛来侵入世代成虫の寄生性天敵寄生率.

寄主	年次		N	カマバチ	%	ネジレバネ	%
トビイロ ウンカ	1987	♀	68	1	1.5	0	0.0
		♂	74	1	1.4	0(0) ^a	0.0(0.0) ^b
	1988	♀	56	2	3.6	0	0.0
		♂	35	0	0.0	0(0)	0.0(0.0)
	1989	♀	-	-	-	-	-
		♂	-	-	-	-	-
	1990	♀	88	7	8.0	0	0.0
		♂	198	2	1.0	0(0)	0.0(0.0)
	1991	♀	24	1	4.2	0	0.0
		♂	21	0	0.0	0(0)	0.0(0.0)
セジロ ウンカ	1987	♀	359	42	11.7	0	0.0
		♂	408	22	5.4	13(13)	3.2(3.2)
	1988	♀	161	48	29.8	1	0.6
		♂	161	17	10.6	3(2)	1.8(1.2)
	1989	♀	98	8	8.2	0	0.0
		♂	24	0	0.0	1(1)	4.2(4.2)
	1990	♀	1306	237	18.1	5	0.4
		♂	1650	94	5.7	23(19)	1.4(1.2)
	1991	♀	716	139	19.4	0	0.0
		♂	735	46	6.3	6(4)	0.8(0.3)

^a, ^b ()内は間性の割合.

第2-13表 セジロウンカの飛来波別寄生性天敵寄生率，1990年^a。

飛来侵入期間		N	カマバチ	%	ネジレバネ	%	蔵卵雌	%
6月 8 - 9	♀	68	8	11.8	0	0.0	0	0.0
	♂	156	4	2.6	1(1) ^b	0.6(0.6) ^c		
6月 14 - 22	♀	187	19	10.2	1	0.5	13	6.9
	♂	237	5	2.1	1(1)	0.4(0.4)		
6月 25 - 27	♀	367	44	12.0	0	0.0	5	1.4
	♂	569	33	5.8	11(11)	1.9(1.9)		
7月 2 - 8	♀	268	50	18.7	2	0.7	4	1.5
	♂	308	14	4.5	5(4)	1.6(1.3)		
7月 16 - 19	♀	416	116	27.9	2	0.5	39	9.4
	♂	380	38	10.0	5(2)	1.3(0.5)		

^a ネットトラップによる捕獲個体。

^{b, c} ()内は間性の割合。

とが明かとなった。ネジレバネではそのような傾向はなかった。

1990年にはセジロウンカの飛来波別の天敵寄生率を調べた(第2-13表)。カマバチについては、飛来時期が遅くなるほど寄生率が高くなった。6月1日から数えた各飛来波の中日とカマバチ寄生率について、KENDALLの順位相関係数 τ を求めると、セジロウンカの雌で0.800、雄で0.600となり、雌についてのみ有意($p < 0.05$)であった。

3) 飛来侵入世代のまとめと考察

CHENG et al.(1979)は中国大陸内のトビイロウンカの移動を解析し、各地の誘殺数は南部の移出地域からの距離の対数値に比例して減少することを示した。日本でもウンカ類の飛来量は、九州西海岸からの距離の対数値に応じて減少していることが、KISIMOTO(1979)によって報告されている。本節の解析でも第2-5図Bはこれらの報告と同様に飛来量が九州から東へ進むにつれて減少していたが、さらに下層ジェットが発達領域南下や北上に連動して、飛来地域の分布が太平洋岸や日本海側に偏っている事例がいくつもみられた(第2-5図AおよびC)。AKIYAMA(1973)は梅雨期の初期から後期にかけて梅雨前線の北上に伴って下層ジェットも北上することを示している。九州地域の解析を行った1987年の結果も同様な下層ジェットの時期的変化を示していた。

イネウンカ類が実際に下層ジェットの内部を移動しているという直接的な証拠は少なく、わずかにDUNG(1981)が複葉機により高度1500-2000mからトビイロウンカとセジロウンカを採集した報告があるのみである。しかしROSENBERG and MAGOR(1985)は、東シナ海および筑後、山口からの流跡線解析により飛来源の探索を行った際に、地上の風向風速データより850 hPa面の風向風速を用いたほうが有効であったことを報告している。またMATSUMOTO et al.(1971)は、下層ジェットの中心域が700 hPa付近にある場合にもその下層部は地上にかなり近い範囲まで20ノット以上の強風域であることを示した。

KISIMOTO(1976)によりイネウンカ類の長距離移動に関する気象要因の解析が行われて以降、東シナ海および九州地域における飛来の同時性と梅雨前線および低気圧の移動経路の関係が検討されてきた(平尾・伊藤, 1980; 大矢・平尾, 1982; 岸本ら, 1982)。本節で述べた下層ジェットの発達状況と飛来時期、および飛来領域との一致性は、イネウンカ類の長距離移動が下層ジェットという、ひとつの風系のなかで起こっている現象であることを初めて実証した例である。またこれまでの一連の報告に見られる地上天気図の解析からは、明瞭でなかった各地の飛来の同時性を、下層ジェットというひとつの気象現象で統一的に説明することが可能となった。

SEINO et al.(1987)は1980~86年の梅雨期の下層ジェットの発達から予測した飛

来期間と、ネットトラップによる実際の飛来期間を突き合わせ、37例中35例で両者が一致したことを報告している。1987年の飛来調査期間中の下層ジェットの発達の有無と、イネウンカ類の各調査地点への飛来の有無の、独立性の検定を2分割表を用いて行ったところ、 $\chi^2=8.29$ (d.f.=1, $p<0.01$)となり、両者の間の有意な関係が示された。また1987年～1990年の水田内調査からイネウンカ類の水田への侵入も、下層ジェットの発達に呼応して起こっていることが示された。さらに下層ジェットの発達期間の長さは飛来侵入量もある程度規定していることが示された。

イネウンカ類の飛来量は九州西海岸に多いパターンになる頻度が高い(KISIMOTO, 1971; 本研究 第2-5図B)。筆者の調査ではセジロウンカ11.5頭/株が最高であったが、長崎県では飛来直後のセジロウンカ株当り密度が50～100頭程度になる地域があることが知られている(横溝ら, 1990)。このような高密度になった場合の、その後の密度変化についての調査はない。セジロウンカの飛来量の増加傾向や各種のトラップを発生予察に用いている現状から、トラップへの捕獲数と水田内密度との関係を幅広い密度で調査する必要があると考えられた。

分布様式については、トビイロウンカ、セジロウンカとも密度範囲は広がったが、久野(1968)の得た結果と違いはなかった。しかし、トビイロウンカではランダム分布からのずれが有意となったのは、雌雄合計値で1例のみであったのに対して、セジロウンカでは幅広い密度範囲で集中分布と判定されたケースが80%以上あった。また雌のみと合計値でのCA値の変化(第2-12図, 13図)も、両ウンカで異なっていた。両種の分布型を形成する要因についてはさらに検討が必要である。

水田内における飛来侵入後の蔵卵雌率は、最初の飛来侵入後急速に立ち上がり、4日後にはほぼ100%に達した。その後、新しい飛来侵入が起こった場合には、蔵卵率はいったん低下し再び立ち上がった。イネウンカ類の水田への侵入定着量は、水稻の生育ステージにより変化することが知られている(松村, 1992; 那波, 1991; 山中ら, 1989)。そのため水田内へ侵入したイネウンカは、さらに寄主として好適な水田を探索するために分散活動を行うことも考えられるが、蔵卵率の変化から定着した場合は100%の個体が引続き交尾、産卵行動を行っているものと考えられた。

本調査ではセジロウンカの蔵卵雌個体が、ネットトラップに捕獲された例があった。片山(1975)はウンカ・ヨコバイ類の羽化後の卵巣発達と交尾率の変化を調べ、トビイロウンカ、セジロウンカでは卵巣発達と交尾は羽化後2, 3日目から相前後して起こることを示している。また東シナ海洋上で採集されたセジロウンカの産卵前期間を調査した平尾・伊藤(1980)や、貯精嚢や卵巣の状態を調べたNODA

(1986a)の結果から、洋上を移動しているセジロウンカは未成熟、未交尾な個体であると考えられた。大久保(1980)は秋期に水田外へ移出するトビイロウンカは、すべて未成熟個体であったことを報告している。イネウンカ類の産卵個体の長距離移動の可能性は低い、セジロウンカでは産卵個体の一部が水田外への移動分散を行うことがあり、ネットトラップに捕獲されるのではないかと考えられた。

飛来侵入世代の寄生性天敵の寄生率は、イネウンカ類の飛来侵入量の年次変動にくらべてきわめて安定していた。飛来侵入世代の天敵寄生率を決める要因は、飛来源での寄生率、被寄生寄主の飛翔能力などが関係する。本調査の結果は飛来時期の飛来源における寄生率の年次変動が、イネウンカ類の発生変動にくらべて小さいことを示唆している。

4. 増殖世代の動態

水田に飛来後のイネウンカ類の増殖過程については、わが国では岸本(1965)および久野(1968)による詳細な調査があるが、それ以降は行われていない。これに対して、熱帯地域の水田地帯では、1970年代後半からトビイロウンカを中心に個体群動態に関する研究が蓄積されている(DYCK et al., 1978; KENMORE et al., 1984; COOK and PERFECT, 1989; KUSMAYADI et al., 1990; WADA and NIK, 1992; SAWADA et al., 1993など)。II-2 および3で示したように、1970年代後半から、わが国へのイネウンカ類の飛来侵入量や年次変動は大きく変化してきている。ここではこのような飛来侵入量の変化に対応した、イネウンカ類の発生動態の変化およびその要因の解析を目的として、水田における詳細な個体群動態調査を行った。

調査場所および栽培管理

個体群動態調査には水田約2.5aを使用した。水稻品種は短稈偏穂数型品種レイホウを用い、中苗(30日育苗)を1株3本ずつ移植間隔は21cm×25cmで手植えた。移植は毎年6月下旬に行い、移植後2,3日目に除草剤を1回散布した。また1990,91年は紋枯病の多発生のため殺菌剤(バリダシン, validamycin A粉剤)を3kg/10a 8月上旬, 下旬に1回ずつ散布した以外は、個体群動態調査区に農薬は使用しなかった。肥料は原則として基肥, 追肥1(7月下旬), 追肥2(8月中旬)に化学肥料を10a当り窒素量としてそれぞれ, 5, 2, 3kg与えた。また収穫後の稲わらは全量還元した。毎年移植日, 出穂日等の詳細は第2-14表に示した。なお調査に用いた水田は、著者が調査を開始する以前から、トビイロウンカの秋期の発生が著しい場合を除くと、殺虫剤を使用しない無防除水田として30年以上管理が行われていた。

水田内個体群動態調査

第2-14表 イネウンカ類個体群動態調査を行った水田の移植日および出穂日

年	移植日	出穂日 (DAT)
1987	6月23日	9月8日 (77)
1988	6月23日	9月4日 (73)
1989	6月20日	9月4日 (76)
1990	6月18日	9月1日 (75)
1991	6月19日	9月6日 (79)

DAT:移植後日数 (Days after transplantingの略)

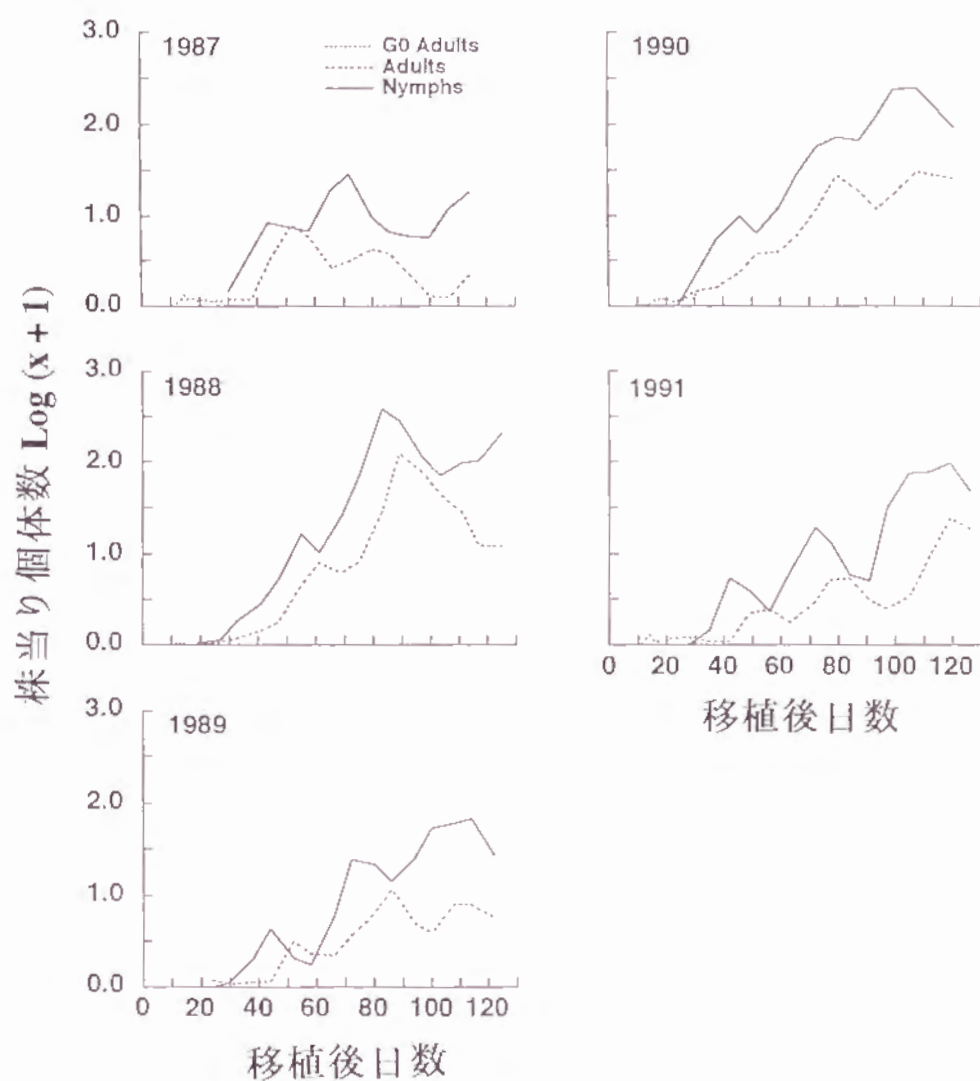
イネウンカ類および天敵類の個体群動態調査は久野(1968)に準じた方法で行った。まず水田内に周囲数列を除いた東西55株、南北80株合計4,400株の調査区を設け、これを東西11株、南北8株、合計88株の小区画に区切った。これにより東西5区画、南北10区画の合計50の小区画を設けた。調査方法としては、さきに述べた見取り法を原則として1日おきに行ったほか、電気掃除機を改良したサクシオンマシンを用いた個体数調査を、7月中旬から10月末まで原則として週1回行った。この調査方法は基本的には久野(1968)のサクシオン・キャッチャーによる方法や、FARMCOP法(CARINO et al., 1979)と同じである。調査株数は原則として50株(1991年は25株)とし、調査株は系統抽出法により各小区画内から1株を選定した。連続する調査で隣合う株を選定したり、一度調査した株は再び選ぶことがないようにした。調査ではまず選定した稲株に円筒容器をかぶせ、稲株上の節足動物をすべて水面に払い落とし、水とともにサクシオンマシンで吸引した。吸引された節足動物はテトロンゴース製の小袋に捕集されるので1株毎に回収し、ただちに70%エタノール中で固定した。この試料は実験室に持ち帰り、イネウンカ・ヨコバイ類は種別に幼虫の齢期別(イネウンカの1・2齢は全種合計値)、成虫は雌雄、翅型別に計数した。また雌成虫の一部は産卵の有無を調べた。天敵類の寄生率についても、成虫、幼虫の一部を解剖して調査した。イネウンカ類の天敵類はカタグロミドリメクラカメおよびカタピロアメンボ類は成虫、幼虫別に、クモ類は幼体のサイズ別に計数した。

1) イネウンカ類の発生活消長および世代密度の変動

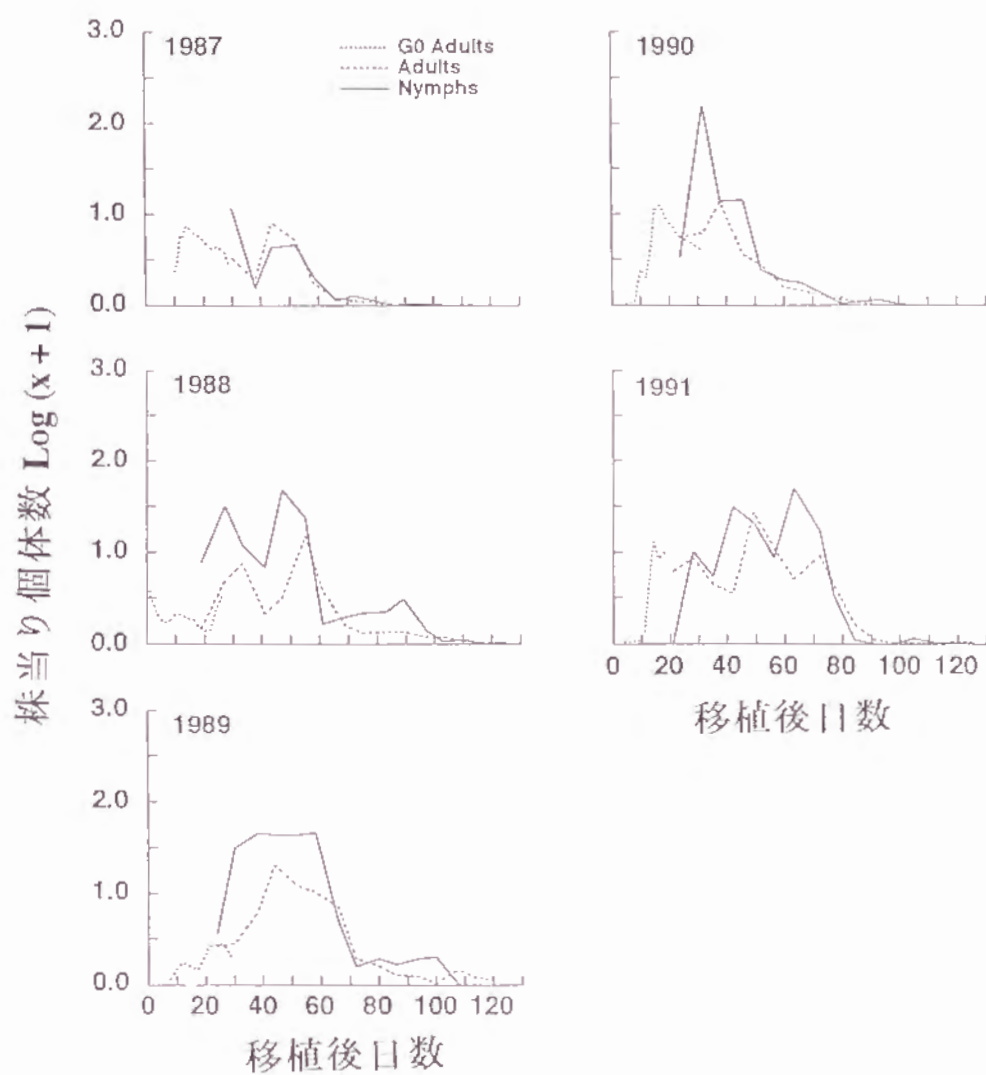
各年次の成虫および3～5齢幼虫の発生活消長を、トビイロウンカについて第2-14図に、セジロウンカについて第2-15図に示した。トビイロウンカは稲作期間中最終世代が終了しない場合もあったが、毎年飛来侵入世代以後3回のピークが観察された。また最高密度は1987年に第2世代になった以外は、第3世代であった。セジロウンカの発生活消長は、トビイロウンカにくらべると明瞭ではなかったが、飛来侵入世代以降に、1ないし2世代の発生があり、いずれの年も出穂期前後(80DAT)に急速に個体数が減少した。

次に各世代の平均密度を、横軸を移植後の積算温量でプロットした発生活消長グラフを用いて、II-3-2)で示した方法によって推定した。その際、まず成虫の世代期間を決定し、成虫のピークから100日度さかのぼった時点を、便宜的に同じ世代の3～5齢幼虫のピークとした。解析には密度の対数変換値を利用した。

各年次の成虫および、3～5齢幼虫合計値の世代間密度変動(対数値)を第2-16図に示した。各年次のピーク世代は、個体数ピークと同様にトビイロウンカは1987年以外は第3世代になった。セジロウンカでは第1世代がピークになった年が3回、第1世代と第2世代がほぼ同じ密度になった年が2回現れた。第2-17図



第2-14図 調査水田におけるトビイロウンカ増殖世代の発生消長。
点線：飛来侵入世代成虫，破線：成虫，実線：3～5 齢幼虫。



第2-15図 調査水田におけるセジロウンカ増殖世代の発生消長.
 点線：飛来侵入世代成虫，破線：成虫，実線：3～5 齢幼虫.

および第2-15表に、本調査で得られた各世代密度の平均値およびその分散などを久野(1968)の結果（以下、1960年代の結果と称する）と併せて示した。トビイロウンカは1960年代にくらべて、すべての世代で6～10倍程度密度が高かったが、平均的な増殖パターンあるいは飛来侵入世代から第3世代までの総増殖率は変わらなかった。各世代平均密度の分散値は、1960年代では侵入世代からやや増加したが、今回の調査では世代を経るごとに減少した。第2世代にくらべて、第3世代の分散値が再び増大したが、これは1987年のように極端な密度変化を示した年を含んでいるためであり、この年を除いた第3世代の分散値は0.105と、第2世代とほぼ同様の値になった。このことはトビイロウンカの増殖に密度調節機構が働いていることを示唆する。

セジロウンカでは1960年代にくらべてすべての世代で密度が高く、とくに飛来侵入世代および第1世代の密度が、それぞれ22.5倍、39.9倍に達した。また5年間を平均した場合のピーク世代は第1世代となった。分散値は r_2 を除いてすべて1960年代より小さく、水田内密度の年次変動は1960年代にくらべて小さくなっていることが明らかとなった。また世代ごとの分散値は増大したが、1987年を除いた場合の飛来侵入世代および第1世代の分散値は、それぞれ0.146および0.049となった。このことはセジロウンカでもトビイロウンカと同様に、基本的には密度調節機構が存在すると考えられた。

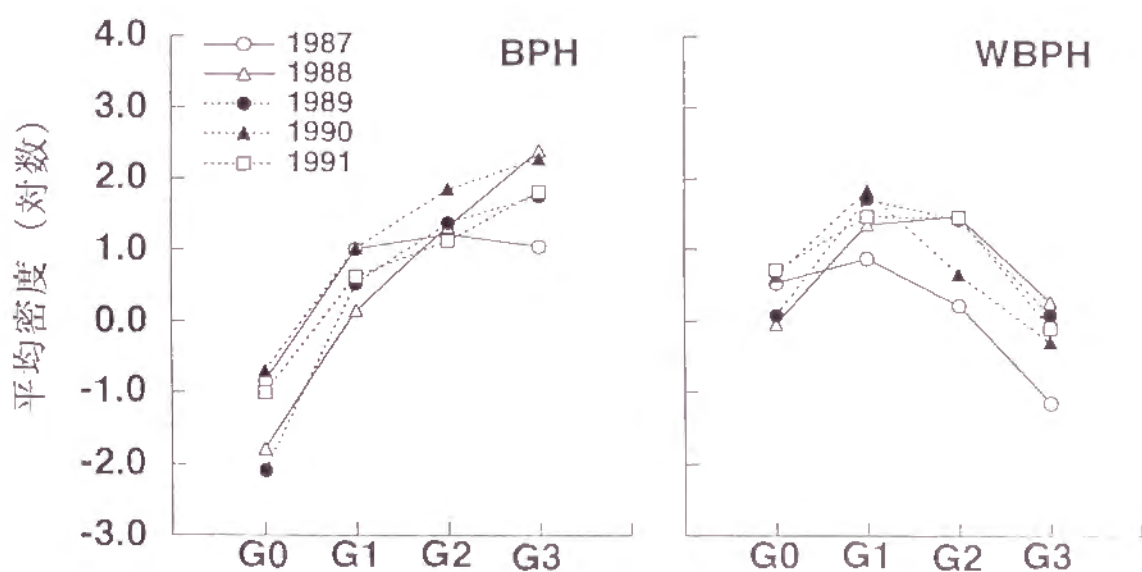
2) ピーク世代密度の変動

イネウンカ類のような多化性の昆虫類の個体数変動には、各世代の年次間の変動と各年時の世代間の変動の両方の側面がある（成瀬，1990）。ここではピーク世代密度の年次変動要因を、それを構成する各世代の平均密度および増殖率の年次変動に分けて解析した。ピーク世代の密度 P_p は、侵入世代密度 P_0 および各世代間増殖率 r_i と以下の関係にある。

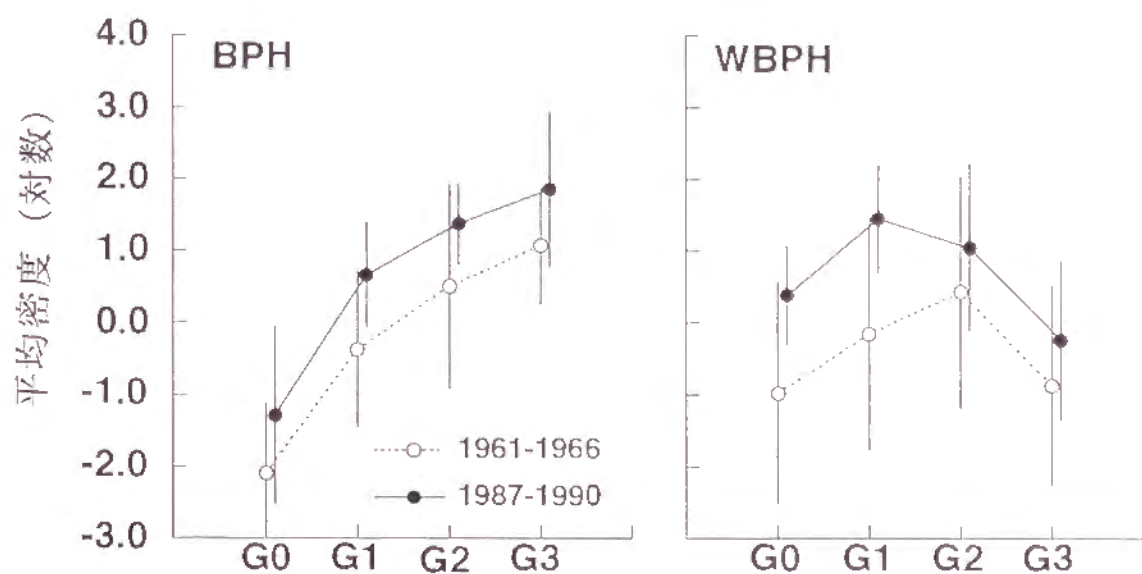
$$\log P_p = \log P_0 + \sum \log r_i \quad (i=1 \sim p)$$

ここでは変動主要因分析(key-factor analysis)の手法として、まずVARLEY and GRADWELL(1960)のグラフ法による解析を試みた。第2-18図に各世代密度および世代間増殖率の年次変動を、5年間の平均値からの偏差で示した。トビイロウンカの第3世代密度 P_3 の変動と飛来侵入世代密度 P_0 は、1987年を除くと平行的な変動を示した。また P_0 と r_1 は逆の変動を示した。セジロウンカでは P_1 は P_0 と相補的な変動をしたが、これは r_1 が P_0 と相補的なためと考えられた。第2世代(P_2)まで考慮した場合も、増殖率 r_1 および r_2 が P_0 と逆方向に変動するため、 P_2 の変動は P_0 と相補的であった。

グラフからだけでは、それぞれの要素間の変動関係を明瞭に読み取ることは困難である。そこで5年間の結果だけではあるが、MOTT(1967)の方法を援用して、



第2-16図 各年次の成虫および3～5齢幼虫合計値（対数値）の世代間密度変動。
BPH：トビイロウンカ，WBPH：セジロウンカ。



第2-17図 各世代密度の平均値（対数）および標準誤差×2.
1961-1966:久野(1968)のTable 2より作図. 1987-1991:本研究.

第2-15表 各世代密度の平均値および分散.

種名	P0 ¹⁾	P1	P2	P3	r1 ²⁾	r2	r3	R ³⁾
トビイロウンカ								
1987-1991	0.052 (0.377)	4.58 (0.133)	23.8 (0.080)	72.2 (0.290)	88.3 (0.150)	5.21 (0.139)	3.03 (0.210)	1392 (0.821)
1961-1966 ⁴⁾	0.008 (0.233)	0.43 (0.289)	3.20 (0.496)	11.8 (0.163)	52.7 (0.101)	7.46 (0.033)	3.69 (0.146)	1452 (0.073)
セジロウンカ								
1987-1991	2.41 (0.116)	28.1 (0.141)	11.1 (0.335)	0.58 (0.304)	11.6 (0.269)	0.39 (0.279)	0.052 (0.051)	11.6 (0.269)
1961-1966	0.107 (0.583)	0.705 (0.649)	2.69 (0.651)	0.14 (0.472)	6.61 (0.737)	3.81 (0.181)	0.051 (1.369)	25.18 (0.389)

1) P_i : 株当り平均密度. $i=0$: 飛来侵入世代. $i=1-3$: 増殖世代.

()内の数字は対数変換後の分散値.

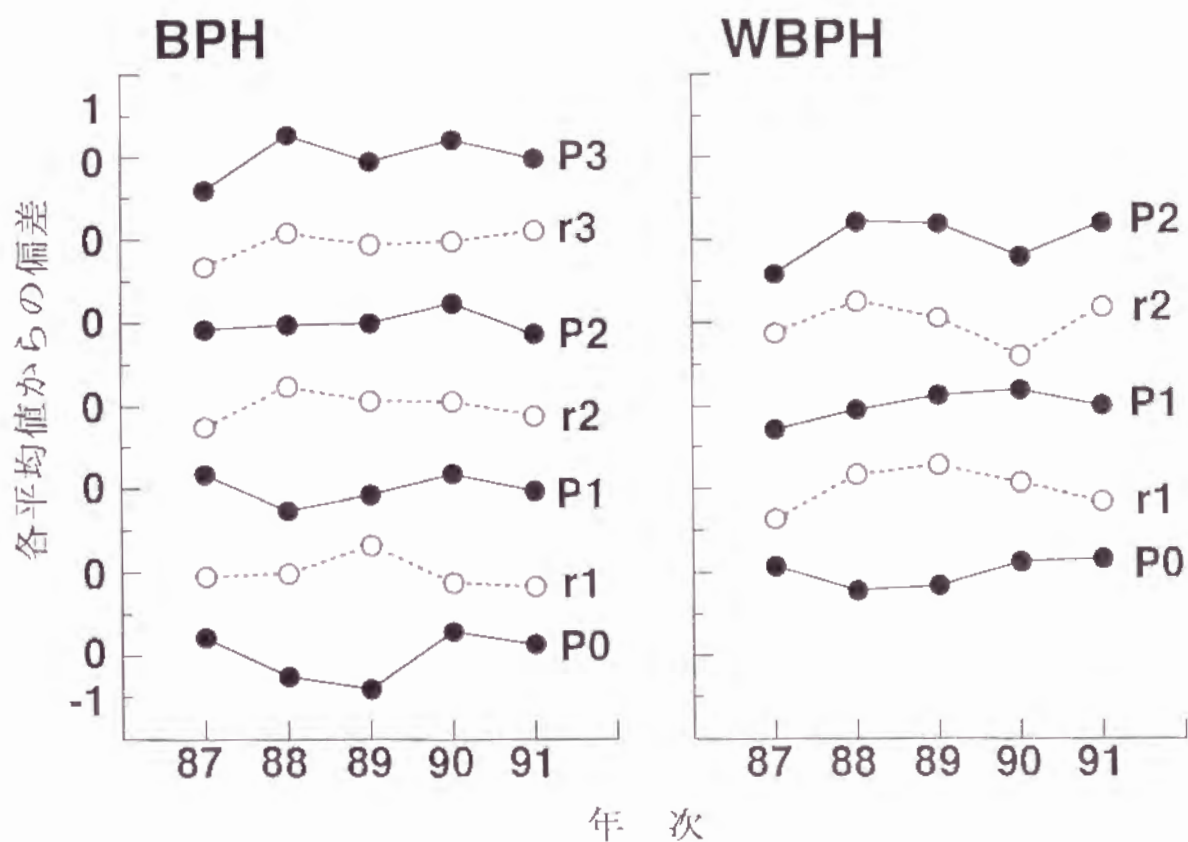
2) r_i : $i-1$ 世代から i 世代への増殖率.

3) R : 飛来侵入世代からピーク世代までの増殖率.

ピーク世代: トビイロウンカ—第3世代,

セジロウンカ—第1世代(1987-1991), 第2世代(1961-1966).

4) 1961-1966の結果は久野(1968)のTable 2のデータ.



第2-18図 各世代平均密度および世代間増殖率の変動.
(各平均値からの偏差) .

各要素間の分散・共分散を計算し、変動の相対的な大きさを調べた。各要素間の分散・共分散をトビイロウンカはP3の変動を、セジロウンカはP1の変動をそれぞれ100としたときの値として、第2-16表および17表に示した。ピーク密度の分散値はピーク密度と各要素間の共分散値に分解することができる。トビイロウンカではP3の変動には r_3 、 r_2 が大きく寄与していることが読み取れた。またP0と増殖率 r_1 、 r_2 、 r_3 の共分散はすべて負となった。このことから第2-17図、18図および第2-15表で示したと同様に、飛来侵入量の変動に対して増殖率の変化が密度調整機構をもっていることが予測された。セジロウンカのP1の変動は、 r_1 の変動とほぼ同じ大きさであった(第2-17表)。また侵入世代密度P0と増殖率 r_1 との共分散は負となり、第2-18図と同様に両者が相補的に変動していることが明らかとなった。

久野(1968)はトビイロウンカ、セジロウンカともにピーク世代の密度の変動の約50%は、P0で説明できることを示した。トビイロウンカのP3とP0の共分散は負(-26.6)になり、変動の方向が逆になったが、1987年を除いた場合の両者の共分散は45.0となった。セジロウンカでも1987年を除いて計算した場合P1とP0の共分散は56.1となり、両ウンカとも久野の結論とほぼ同じ値になった。しかし、このようにして計算した場合も、P0と増殖率との共分散が負の値をとることに変化はなかった。

以上の結果をまとめると、1)両種ウンカのピーク世代の変動を説明する要因として、侵入世代密度は通常1960年代同様の重要性をもっているが、1987年のような他の年と異なる変動を示す場合がある。2)1960年代にくらべて、ピーク世代の変動への増殖率の変動の寄与が大きくなっており、侵入世代密度と増殖率は相補的に変動することから、1960年代に比較して数倍から20倍程度に増加した飛来侵入密度と増殖率に密度依存性の存在が予想された。このことは各世代の成虫密度に対して、次世代への増殖率をプロットした第2-28図でも明瞭に示された。

3) 各世代の密度変動

ピーク密度の年次変動をさらに検討するためには、各世代の年次変動およびその構成要素である卵期、幼虫期、成虫期の変動を解析する必要がある。各生育段階における死亡および産卵による密度変動を、全体の変動との関わりで解析してゆくために生命表の作成は有効な手法である(巖, 1971)。ただし、イネウンカ類のように世代の重なり合いが不完全に起こり、しかも各ステージにおける死亡あるいは移出入の過程を個体識別などの方法で推定できない場合には、詳細なデータを取ることは困難である。しかし、各ステージの密度の推定精度に大きな違いがなければ、生命表および変動主要因解析の手法を援用して、各ステージ間の変化率を全変動と比較することが可能である。

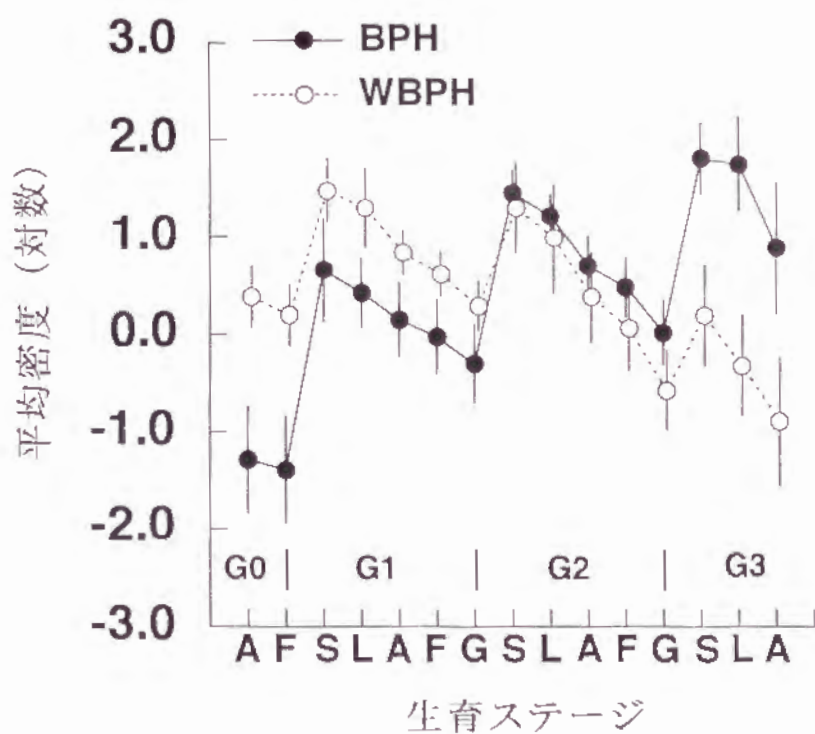
イネウンカ類の密度推定には、サクシヨンマシン法と見取り法を用いたが、推

定精度をなるべく揃えるために、ここではサクションマシンによる調査結果のみを用いることにした。各世代について、各ステージの密度変化折れ線グラフから世代期間を決定し、その期間の折れ線グラフの面積 A_i (i は各ステージを示す)を求めた。 A_i を1世代の有効温量 D で割った値(「平均密度」、 $n_i=A_i/D$)を作成した。通常このような場合に、各ステージ間の平均密度を求めるためには、 A_i を各ステージ期間の有効温量 D_i で割ればよい(SOUTHWOOD and JEPSEN, 1962)。しかし、この解析では、成虫期間の推定ができないことと、変化率の大きさおよび変動幅に注目することを目的としたので、すべて同一温量 D で割ることにした。今回の調査では卵期の密度推定を行っていない。そこで1世代の中を総成虫、雌成虫、蔵卵雌成虫、若齢幼虫(1・2 齢)および老齢幼虫(3～5 齢)の各ステージにわけた。

上記の方法で推定した各ステージの平均密度 n_i の5年間の平均の変動(第2-19図)から、トビイロウンカおよびセジロウンカの増殖の特徴を抽出することができた。すなわち、1)両種とも雌成虫あるいは蔵卵雌成虫から若齢幼虫の間の増加率が、世代をへるごとに小さくなった。2)若齢幼虫から蔵卵雌成虫への密度減少が世代をへるごとに大きくなった。その要因として老齢幼虫から成虫への密度変化が大きくなっていることがうかがえた。3)セジロウンカでは1)および2)の変化(減少率)がトビイロウンカにくらべて大きいため、飛来侵入世代で約50倍あったトビイロウンカとの密度の違いが第2世代以降逆転した。

各ステージ間の生存率の年次変動の大きさを比較するため、以下のような解析を行った。まずある世代の成虫から次世代成虫までを1世代とした。VARLEY and GRADWELL(1960)を参考に、各ステージ間の「生存率」の対数値を $s_i (= \log n_{i+1} - \log n_i)$ 、1世代期間の生存率を $S (= \sum s_i)$ とした。成虫から雌成虫までの生存率を s_1 、以下同様に雌成虫～蔵卵雌成虫、蔵卵雌成虫～若齢幼虫、若齢幼虫～老齢幼虫、老齢幼虫～成虫の各期間の生存率をそれぞれ s_2, s_3, s_4, s_5 とした。このとき $S = s_1 + s_2 + s_3 + s_4 + s_5$ となる。また、飛来侵入世代成虫から第1世代成虫にかけての解析では、飛来侵入世代成虫の蔵卵雌率を調査していないので、蔵卵雌成虫から若齢幼虫期をまとめて $s_2 + s_3$ として解析した。

各世代の S の変動に対する $s_1 \sim s_5$ の変動の大きさをみるため、ここでもMOTT(1967)の方法にもとづいて、各要素間の分散・共分散を求めた。トビイロウンカの結果を第2-18表に、セジロウンカの結果を第2-19表に示した。トビイロウンカでは S に対する各要素の変動は、第1世代では $s_2 + s_3$ が全変動の約80%を占めていたのに対し、第2、3世代では s_4 および s_5 の変動がおもな変動を占めていた。各要素間の分散・共分散をみると、第1世代では $s_2 + s_3$ が総分散に対して75%の分散をもち、単独でもっとも大きくなった。第2世代では s_4 が総分散に対して単独で



第2-19図 各生育ステージ別平均密度の5年間の平均値および標準誤差×2. A:総成虫, F:総雌成虫, G:蔵卵雌成虫, S:1, 2 齢幼虫, L:3~5 齢幼虫

第2-16表 MOTT(1967)の方法にもとづいて計算した、ピーク世代
構成要素間の分散共分散（トビイロウンカ）

		P3 ^a	P0	r1	r2	r3
	P3	100.0 ^b				
1987	P0	-26.6	129.8			
～	r1	-7.2	-67.8	51.8		
1991	r2	61.3	48.4	15.3	47.8	
	r3	72.5	-40.2	-6.5	46.6	72.5
	P3	100.0				
1988	P0	45.0	401.9			
～	r1	-57.5	-233.3	187.3		
1991	r2	60.5	-90.4	37.3	74.5	
	r3	51.8	-33.3	-48.7	39.1	94.7

^a P3:ピーク世代（第3世代）平均密度, P0:飛来侵入世代密度
r1-3:増殖率, $P3=P0+r1+r2+r3$

^b ピーク世代の分散の値を100としたときの相対値.

第2-17表 MOTT(1967)の方法にもとづいて計算した、ピーク世代
構成要素間の分散共分散（セジロウンカ）

		P1 ^a	P0	r1
1987	P1	100.0 ^b		
～	P0	-4.1	82.5	
1991	r1	104.1	-86.6	190.7
1988	P1	100.0		
～	P0	56.1	297.8	
1991	r1	43.9	-241.7	285.6

^a P1:ピーク世代（第1世代）平均密度,
P0:飛来侵入世代密度, r1:増殖率, $P1=P0+r1$

^b ピーク世代の分散の値を100としたときの相対値.

第2-19表 MOTT(1967)の方法にもとづいて計算した、各世代生存率
構成要素間の分散共分散（セジロウンカ）

		S ^a	s1	s2+3	s4	s5	
	S	100.0 ^b					
G0	s1	-1.1	0.1				
～	s2+3	75.0	-0.3	121.0			
G1	s4	57.7	-0.1	64.3	47.6		
	s5	-31.5	-0.9	-110.0	-54.1	133.5	
		S	s1	s2	s3	s4	s5
	S	100.0					
G1	s1	2.5	3.0				
～	s2	3.4	3.3	4.0			
G2	s3	71.6	2.7	3.6	58.8		
	s4	44.6	-4.6	-5.4	27.8	32.9	
	s5	-19.7	1.2	1.2	-18.6	-10.7	8.5

^a S:世代間の生存率（成虫～成虫），s1:成虫～雌成虫，s2:雌成虫～産卵雌成虫
s3:産卵雌成虫～若齢幼虫，s2+3:産卵雌成虫～若齢幼虫（第0～1世代）
s4:若齢幼虫～老齢幼虫，s5:老齢幼虫～成虫，S=s1+s2+s3+s4+s5.

^b ピーク世代の分散共分散値を100としたときの相対値.

第2-18表 MOTT(1967)の方法にもとづいて計算した、各世代生存率
構成要素間の分散共分散（トビイロウンカ）

		S ^a	s1	s2+3	s4	s5	
	S	100.0 ^b					
G0	s1	2.7	0.3				
~	s2+3	79.8	2.6	75.1			
G1	s4	-12.0	-1.9	-24.1	26.2		
	s5	29.6	-1.6	26.1	-12.2	14.0	
		S	s1	s2	s3	s4	s5
	S	100.0					
G1	s1	-2.4	0.3				
~	s2	5.5	0.9	7.0			
G2	s3	12.1	-1.0	-8.3	20.6		
	s4	48.3	-1.5	-4.4	-4.1	31.7	
	s5	34.0	-0.8	2.1	3.6	16.3	12.0
	S	100.0					
G2	s1	-0.1	0.0				
~	s2	17.0	0.1	3.7			
G3	s3	11.0	-0.1	1.2	2.0		
	s4	31.7	0.0	5.6	3.2	10.3	
	s5	40.3	-0.1	6.5	4.5	12.6	16.6

^a S: 世代間の生存率（成虫～成虫），s1: 成虫～雌成虫，s2: 雌成虫～産卵雌成虫
s3: 産卵雌成虫～若齢幼虫，s2+3: 産卵雌成虫～若齢幼虫（第0～1世代）
s4: 若齢幼虫～老齢幼虫，s5: 老齢幼虫～成虫。S=s1+s2+s3+s4+s5.

^b ピーク世代の分散の値を100としたときの相対値.

約30%, s3が約20%の分散をもっていたが, 第3世代では単独の分散が20%以上になる要素はなかった. Sの分散を100としたときの各要素の寄与(表の1列目)は, PODOLER and ROGERS(1975)のkey factor analysisによる直線回帰の傾きの大きさを比較するのと同じ結果になるが, MOTT(1967)に従いこれを各要素の分散・共分散に分割した場合, 世代が進むにつれて生存率の変動に単独で大きく作用する要素はなくなった.

セジロウンカではトビイロウンカ同様に, 全変動に対してはs2+3あるいはs3の分散がもっとも大きくその次にs4の順になった. 各要素の分散・共分散をみると第1世代では, s5もs3とほぼ同様の分散値を持ち, s2+3との間の共分散が大きな負の値を取った. このことは両者の変動の正負が逆方向になっていることを示している. 第2世代ではs3, s4の順に単独の分散が大きくなったが, 両者の共分散も28%程度あった.

4) 変動要因の解析

ここでは年次間および世代間の密度変動を引き起こす要因として, (1)成虫の翅型発現, (2)成虫の日当り生存率および産卵数, (3)気象要素および水稻生育ステージ, さらに(4)天敵類との相互作用について検討した. なお, 天敵類については, 次項で論ずる.

(1)成虫の翅型発現

調査方法の比較

岸本(1965)は水田内におけるトビイロウンカの密度調査と同時に, 5齢幼虫を水田から採集し室内で飼育して翅型を調査した. またCOOK and PERFECT(1985b)は水田から採集した5齢幼虫の翅芽長から羽化後の短翅・長翅を推定し, 水田内の長翅型率を推定した. これらの結果はどちらも, 水田内における短翅率が, 飼育あるいは計測により推定した短翅率より過大推定になっていた. これは長翅型が羽化後の短い期間に移出することが原因とされている. ここではまず雌成虫の各世代の翅型率の推定を, 水田内の各翅型の存在比を用いた場合と, 5齢幼虫の飼育による推定値との比較を行った.

方法

水田内の各翅型比はサクシヨンマシン法による調査結果から, 各世代期間中の翅型ごとの平均密度から短翅型率を計算した. また各世代期間中に, 調査区に隣接した同様の栽培条件の水田から5齢幼虫を50~200頭採集した. 幼虫は稲芽出しを餌として実験室内で飼育し, 羽化した成虫の短翅型率を求めた. どちらの方法の場合も, 得られた成虫は実体顕微鏡下で解剖し, 天敵の寄生が認められなかった個体についてのみ計算の対象とした.

結果

トビイロウンカでは、短翅型率の高い第1世代および第2世代で、サクシオンマシン法による推定値より、飼育による推定値が高くなる例があったが、サクシオンマシン法による推定値のほうが高いことが一般的であった(第2-20図)。また両者の違いは最大約30%あったが、通常10%内外であった。セジロウンカでは5齢幼虫の採集数が少なかった2例を除くと、サクシオンマシン法による雌成虫短翅率の過大推定の程度はトビイロウンカよりも大きく、その差は短翅率の上昇とともに広がった。

密度翅型反応

トビイロウンカの翅型の決定機構に関する、幼虫時期の生息密度や稲の生育ステージの影響は、岸本(1965)をはじめ城野(1963)、渡辺(1967)などにより示された。水田内の密度と翅型率との関係は久野(1968)の調査がある。近年、飛来侵入量が1960年代にくらべて増加しているとともに、密度翅型反応の遺伝的背景の異なる個体群が、飛来侵入してきている可能性が指摘されている(IWANAGA et al., 1987)。また、翅型の遺伝様式についても明らかにされつつある(MUROOKA and Toro, 1992)。ここではサクシオンマシン法による調査データを用いて、水田内での密度と雌成虫の翅型を久野(1968)の結果と比較した。

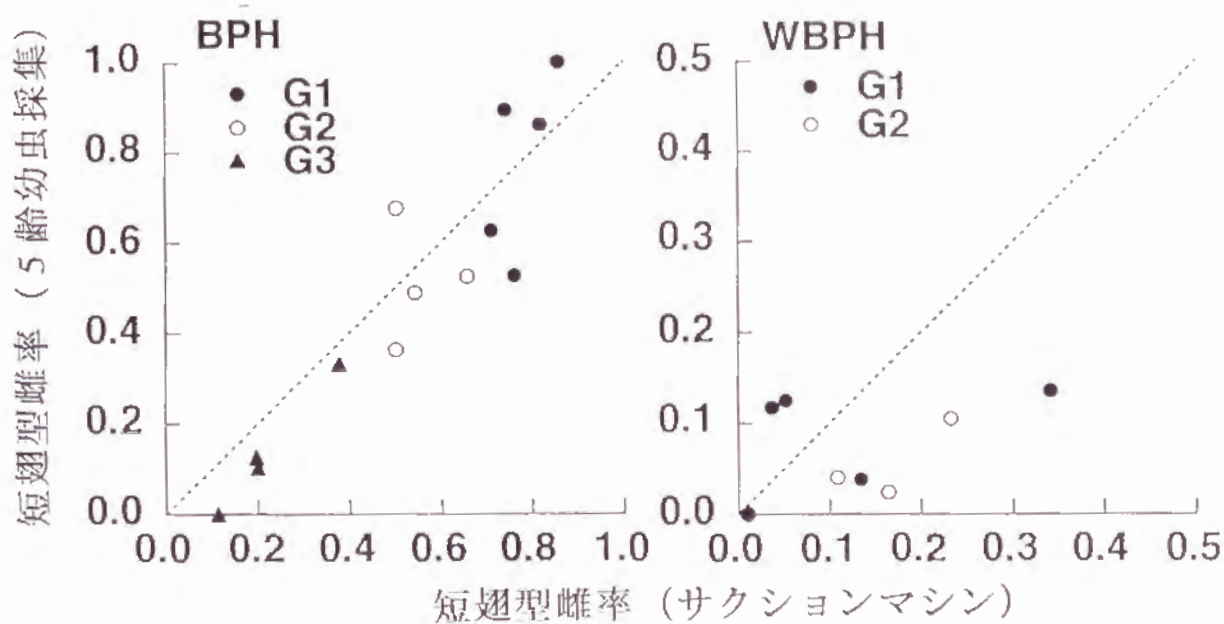
結果

1960年代のトビイロウンカでは、第1世代で平均90%以上の個体が短翅型になったのに対し、今回の調査では第1世代の短翅率は90~70%と1960年代にくらべて低くなった。その後第2、3世代の短翅率は徐々に低下するが、1960年代より常に低い値であった(第2-21図)。各世代の短翅率をその世代の平均密度(3~5齢幼虫および成虫)に対してプロットすると、密度と翅型の反応は1960年代の変動幅の範囲におさまっており(第2-22図)、年次により密度翅型反応が大きく異なる個体群の存在は、調査水田では明らかにならなかった。水田内で早い世代から短翅率の低下が起こっている最大の要因は、密度の増加であることが考えられた。

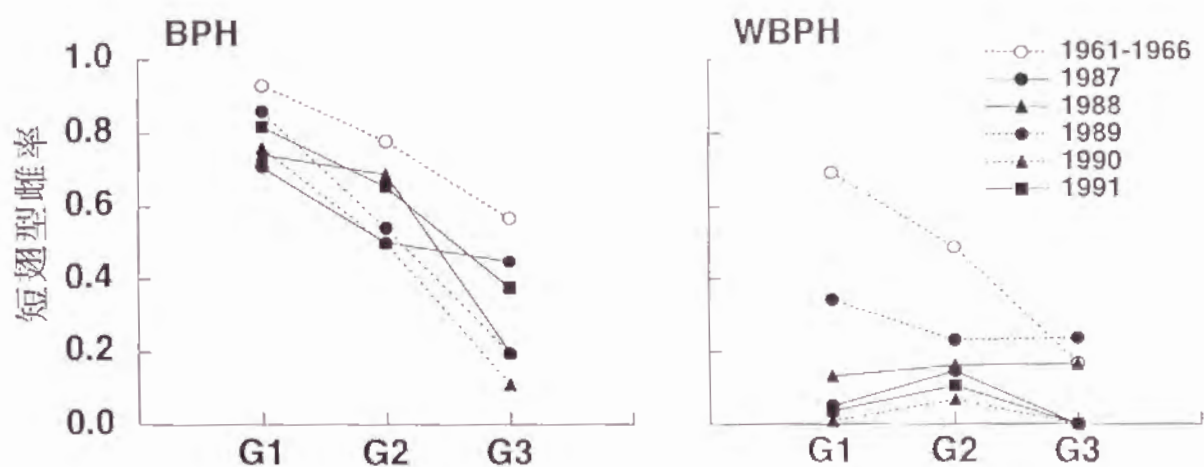
セジロウンカの短翅率は1960年代に比較すると非常に低く、第1世代の最高値が34%(1989年)であった(第2-21図)。5齢幼虫の飼育による推定値との関係(第2-20図)を考慮すると、羽化個体の実際の短翅率は10%程度と推定された。また世代ごとの短翅率の低下はなかった。翅型の密度依存性も、明らかではなかった(第2-22図)。これは第1世代密度が1960年代の約40倍に増加しているため、第1世代から長翅型が高率に出現しやすい状況が作り出されているためと考えられた。

(2)成虫の日当り生存率および産卵数

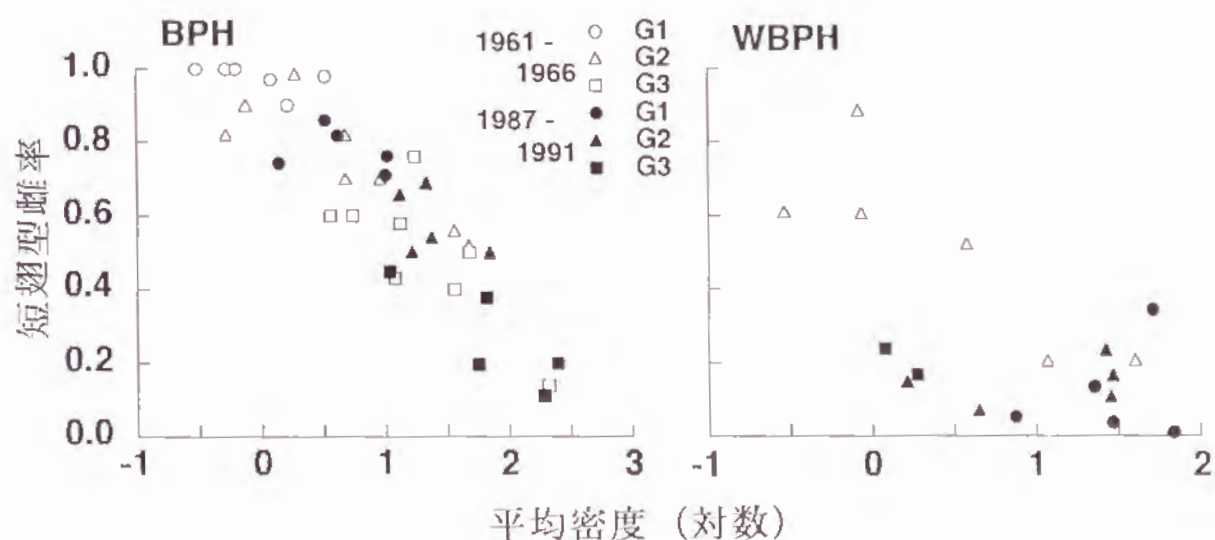
HOKYO and KIRITANI(1967)は、雌成虫の産卵率を利用した生存率の推定法を考案した。ここではその方法により推定した水田内の雌成虫の日当り生存率につい



第2-20図 サクションマシン法により採集した雌成虫の短翅型率 (横軸) と 5 齡幼虫を羽化させて求めた短翅型率 (縦軸) の関係.
破線は 1 : 1 のライン.



第2-21図 サクシヨンマシン法による各世代の雌成虫短翅型率.
1961-1966 : 久野(1968)のFig. 7より作図.



第2-22図 サクシヨンマシン法による各世代の平均密度と雌成虫短翅型
率との関係. 1961-1966 : 久野(1968)のFig. 7より作図.

て、密度や水稻生育ステージとの関係を考察した。またポット試験による雌成虫の翅型別産卵数調査も行った。

日当り生存率の推定

定期的な調査によって得られたある世代の雌成虫の総個体数あるいは平均密度をF、未産卵個体数あるいは平均密度をFaとすると、日当り生存率Kは以下のよう計算される(HOKYO and KIRITANI, 1967)。

$$K = (1 - F / Fa)^{1/\alpha}$$

α は産卵前期間の平均値である。 α の値は両ウンカとも短翅型では2.5日、長翅型では3.5日とした。また推定総羽化数Nは

$$N = F(1 - K) \times \delta$$

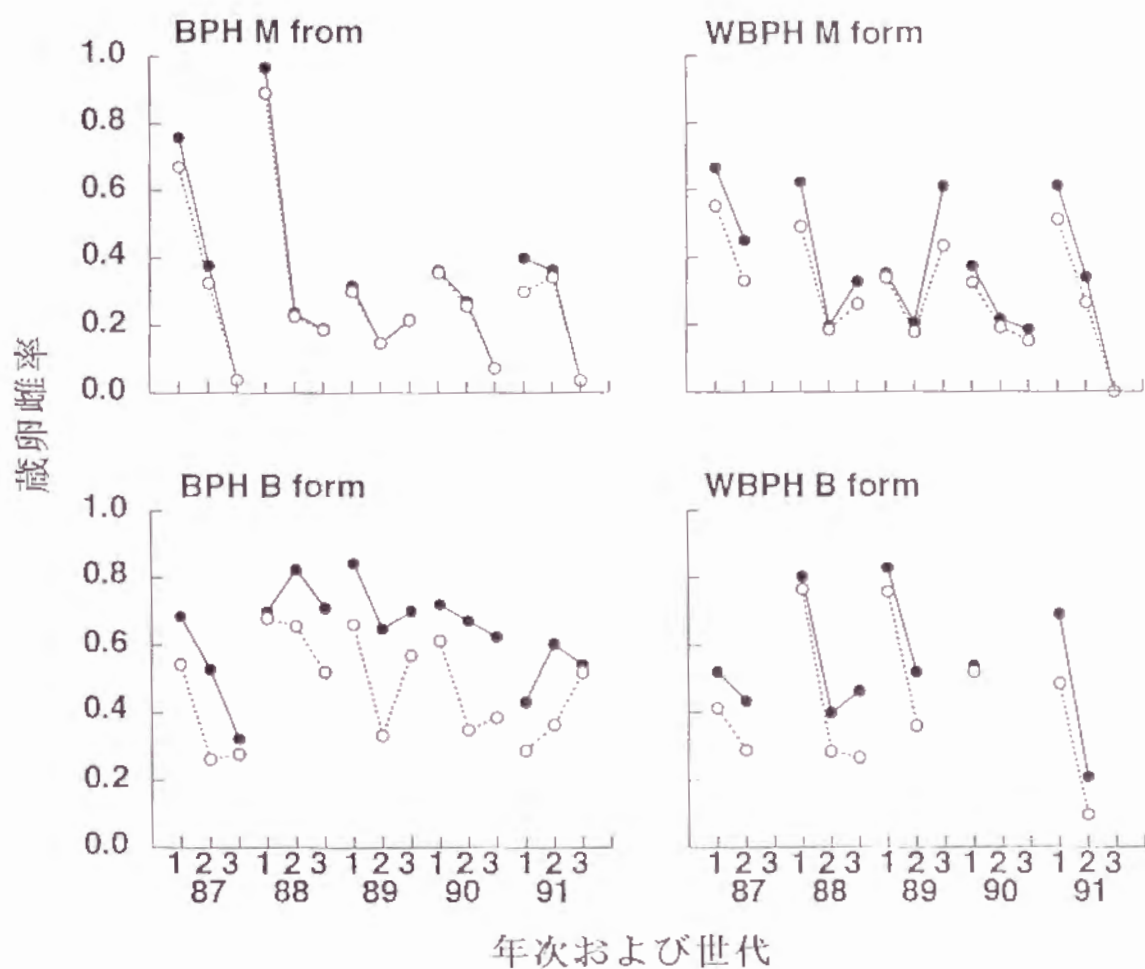
により推定される。

日当り生存率の推定には、見取り法による成虫個体数変動データを利用した。健全個体の産卵率は、サクシオンマシン法により得られた試料、およびそれを補完するために吸虫管により採集した成虫の解剖によって得られた値を利用した。 δ は見取り法による調査効率である。この値は出穂期前後で変化することが明らかになっており、ここでは渡邊・田中(1993)によって得られた値を用いた。

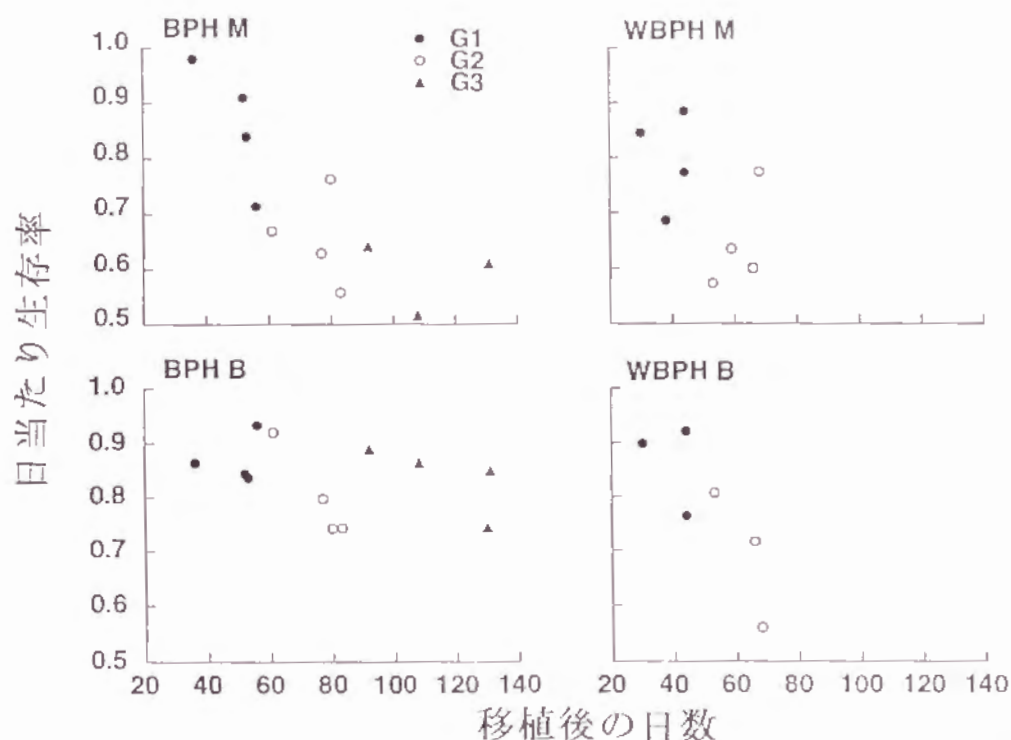
結果

サクシオンマシン法により得られた各世代雌成虫の産卵率の変化を第2-23図に示した。トビイロウンカの長翅型では、1987および1988年の第1世代を除くと産卵率は概して低く、しかも世代とともに低下した。短翅型では1987年を除くと長翅型ほどの変化はなかった。セジロウンカの長翅型は、第1世代で40～60%の産卵率があったが第2世代になると急速に低下した。この傾向は短翅型でも同様であった。

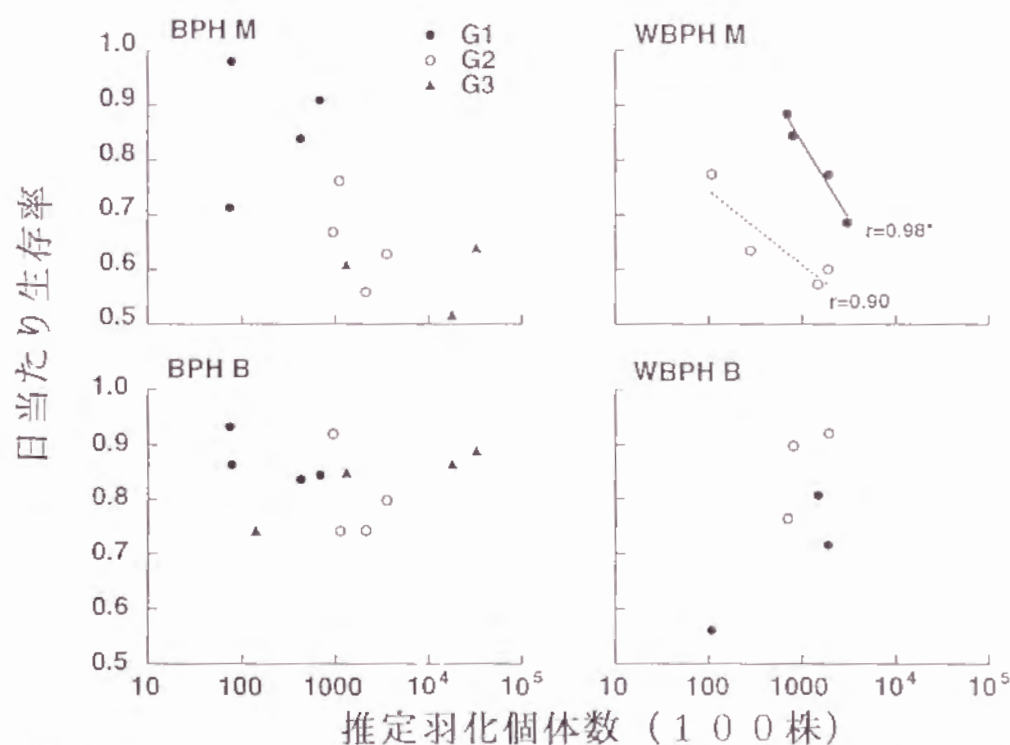
日当り生存率の各世代のピーク日(移植後の日数)との関係を第2-24図に、推定総羽化数Nに対する関係を第2-25図に示した。長翅型雌成虫は両ウンカともに世代を経るごとに生存率が低下した。トビイロウンカでは同じ世代の中で、移植後の日数が遅いほど生存率が低下した。この傾向はセジロウンカでは明らかでなかったが、第1、2世代とも密度の増加に応じて生存率が低下した(第2-25図)。HOKYO and KIRITANI(1967)の方法では長翅型の場合、羽化後産卵の前に水田外へ移出する個体も死亡個体として計算される。そのためここで示した日当り生存率は、正確には日当りの滞在率とみなされるものである。長翅型雌は稲の生育が進むにつれて移出する割合が高くなり、とくにセジロウンカでは密度に明瞭に反応し、滞在率は低下した。トビイロウンカの短翅型は、長翅型のように生存率が世代とともに低下せず、同一世代内の年次変動のほうが大きかった。密度に対する一定の傾向もなかった。セジロウンカは標本数が少なく明瞭ではないが、第1世



第2-23図 各世代雌成虫の平均産卵率の変化. M:長翅, B:短翅.
 ●:健全雌のみの結果, ○:総雌の結果.



第2-24図 HOKYO and KIRITANI(1967)の方法により求めた各世代雌成虫の日当たり生存率の変化.
横軸は各世代のピーク日を移植後の日数.



第2-25図 HOKYO and KIRITANI(1967)の方法により求めた各世代雌成虫の日当たり生存率の変化.
横軸は100株当りの推定総羽化数.

代にくらべて第2世代の生存率が低くなった。

産卵数

上に示された日当り生存率から、水田内におけるイネウンカ類の平均生存日数は長くて10日程度と推定された。イネウンカ類の卵はツマグロヨコバイなどと異なり、孵化後に卵殻が明瞭に残らないため、自然条件下における卵密度の推定はきわめて困難である。久野(1968)は、ポット植えした水稻に成虫を放飼して産卵数を調査した。ここではほぼ同様の方法を用いて、蔵卵開始から10日目までの産卵数を世代別に調査した。

方法

水田への移植日の前後に同じ苗を1/5000 a ワグネルポットに移植し、慣行に従って栽培した。翅型率の調査のため、水田から採集した5齢幼虫が羽化後、その一部の雌雄を稲芽だしを用いて室内で飼育した。腹部の膨らみにより蔵卵を確認した雌成虫を、雄とともに前述のポット植えした水稻に移し、透明プラスチックケージをかけて5日間放置した。5日後、ウンカを新しいポットに移し、再び5日間放飼した。ウンカを取り除き後稲を刈り取り、実体顕微鏡下で分解しながら卵数を調査した。反復は3～5個体とした。飛来侵入世代の実験開始が2年とも7月上旬であった。以下第1世代が8月上旬、第2世代は9月上旬、第3世代は9月下旬にそれぞれ実験を開始した。

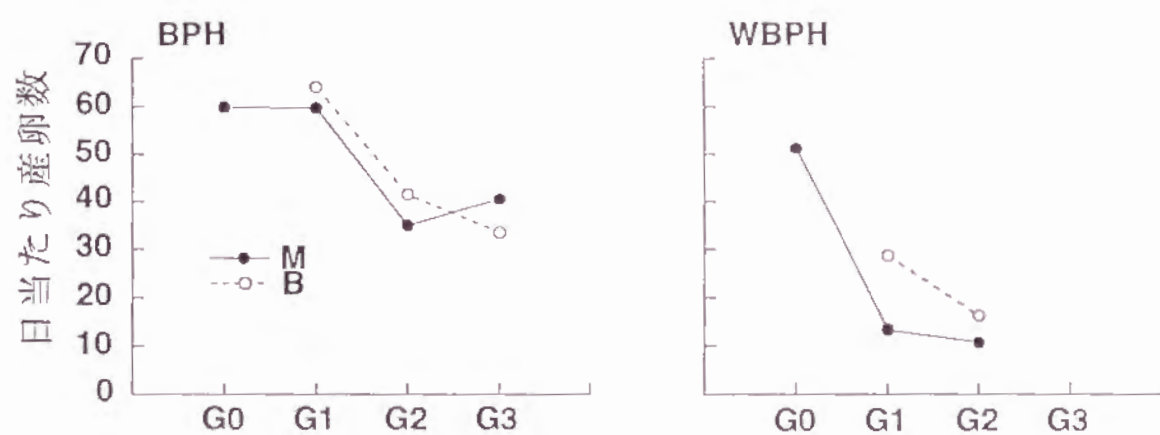
結果

調査は1987、1988年の2年間行ったが、反復数がどちらも少なく傾向は変わらなかった。トビイロウンカでは、第2世代の日当り産卵数が第1世代にくらべて約60%に減少したが、その後第3世代の産卵数は、第2世代と同様であった。短翅型でもほぼ同様の傾向を示した。セジロウンカは飛来侵入世代から第1世代の時期に、長翅型の日当り産卵数が約30%に急減した。短翅型の日当り産卵数は、第1世代では長翅型の約2倍あったが、第2世代では同程度になった。

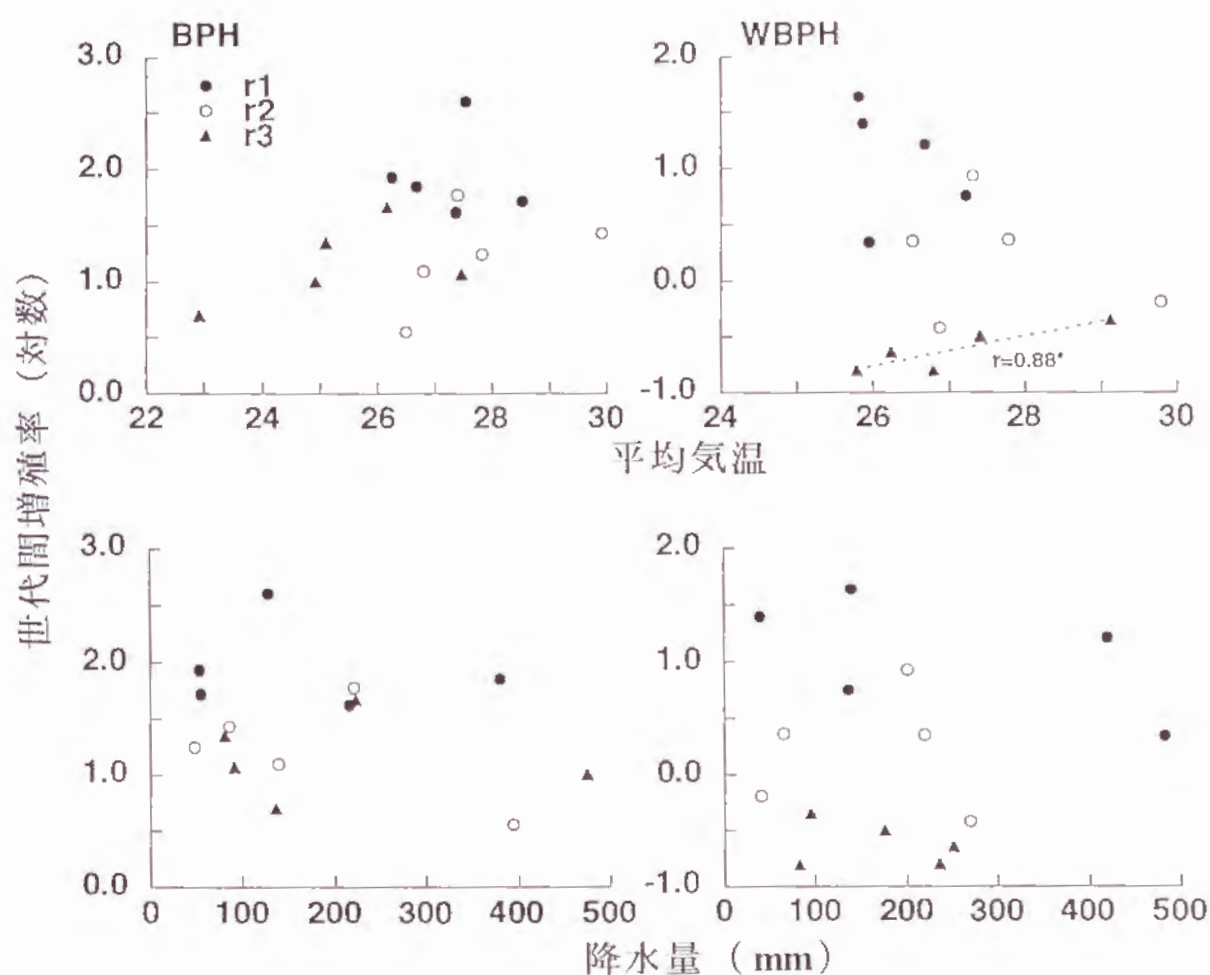
久野(1968)の同様な調査では、セジロウンカの産卵数の世代による減少は記録されているが、トビイロウンカの第2世代における減少はなかった。筆者の調査との違いは明らかではないが、用いた水稻品種の違いや第2世代の調査の開始時期の違いなどによるものと考えられた。

(3)気象要因と水稻生育ステージの影響

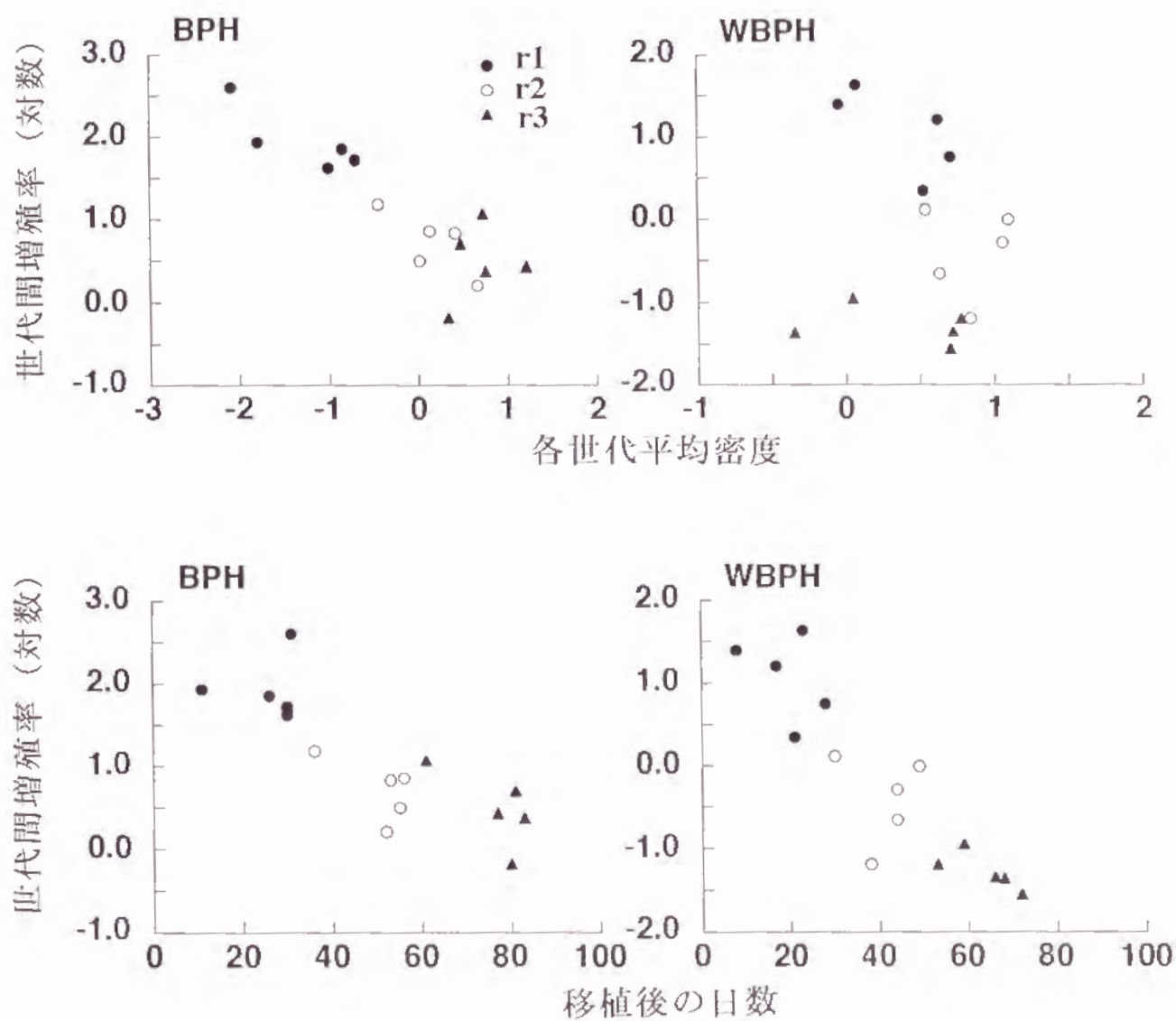
予察灯誘殺数の年次間変動解析(Ⅱ-2)から、イネウンカ類の動態の変動に影響を及ぼす要因として、トビイロウンカでは、飛来侵入時期および夏季の気温が抽出された。飛来侵入時期の違いは水稻の生育ステージの違いに反映される。そこで各世代期間中の平均気温、降水量および移植後の日数と世代間増殖率の関係



第2-26図 各世代雌成虫の日当たり産卵数. 産卵確認後10日間の平均値.



第2-27図 上：各世代期間中の平均気温と次世代への増殖率との関係。
 下：各世代期間中の降水量と増殖率との関係。
 r1：G0からG1への増殖率，r2：G1からG2，r3：G2からG3。



第2-28図 上：各世代平均密度（対数値）と次世代への増殖率との関係。
下：各世代の中央日（移植後日数）と増殖率との関係。

を調べた。

結果

同一世代期間中の平均気温の差は、トビイロウンカの第2世代で1990年が27.5℃に対して、1987年は22.9℃と最大で4.6℃の違いがあった(第2-27図)。1987年はトビイロウンカの第1世代期間中の平均気温も5年間で最低(26.5℃)で、降水量は最高(394 mm)であった。この年の第1世代から第2世代への増殖率は、他の年次にくらべて非常に低く、低温および多雨がその要因として考えられた。

セジロウンカの第3世代と平均気温との間に有意な相関があったが傾きは小さく、増殖率の変化に及ぼす気温の影響はわずかであった。他の世代では気温と増殖率との間に有意な相関はなかったが、トビイロウンカの r_2 および r_3 では気温の増加に対して増殖率が高くなったのに対して、セジロウンカの r_1 および r_2 では気温が高くなるほど増殖率は低下する傾向があった。降水量と増殖率との間にも有意な相関関係はなかった。

各世代の中央日(DAT)と次世代への増殖率の関係を第2-28図に示した。各世代内では、DATの幅が少ないため、統計的に有意な関係は得られなかったが、すべての世代を込みにすると、トビイロウンカで-0.827、セジロウンカで-0.895とDATに対して有意($p < 0.01$)な負の相関がみられた。

5) 天敵類の動態とイネウンカ類の動態への影響

(1) 捕食性天敵の動態

サクシオンマシン法で得られた試料を用いて、イネウンカ類の主要な天敵類とくに捕食性天敵の個体数変動を調べた。水田内で観察された主要な捕食性天敵は、クモ類、カタビロアメンボ、およびカタグロミドリメクラガメであった。これらの天敵類の種類および動態の特徴を以下に示す。

クモ類

調査水田に生息するおもなクモ類の種類は、キクヅキコモリグモ *Pardosa pseudoannulata*, ニセアカムネグモ *Gnathonarium exsiccatum*, セスジアカムネグモ *Ummeliata insecticeps*, ヤサガタアシナガグモ *Tetragnatha maxillosa*, ヤホシヒメグモ *Coleosoma octomaculatum* であった。第2-29図には、種別の調査を行った1988～1991年の種別発生消長を示した。また第2-30図には総クモ類個体数の変動を示した。キクヅキコモリグモは水田に生息するクモ類の中では、比較的大型の種類である。本種は移植後の早い時期に指数的に個体数を増殖させ、出穂後にピークに達し、その後ほぼその密度で安定するが、収穫時期になるとやや減少した。ニセアカムネグモおよびセスジアカムネグモは幼体期には区別が困難なため、両種をあわせてアカムネグモ類として扱った。アカムネグモ類はもともと個体数の多い種で株内に小型の網を作る。その発生消長は移植後の日数に対して指

数的に増加する傾向があった。またキクヅキコモリグモと異なり、収穫時期まで増加しつづけた。ヤサガタアシナガグモは、水稻の株内あるいは株間に水平網を作る。本種は前の3種に比較して年次変動が大きく、出穂期以降急激に増加した年と低密度で推移する年がみられた。その他のクモ類の動態も基本的には指数的な増加を示したが、出穂期以降の密度の年次変動が大きくなった。その他のクモ類の内でもっとも個体数が多かったのは、ヤホシヒメグモであった。

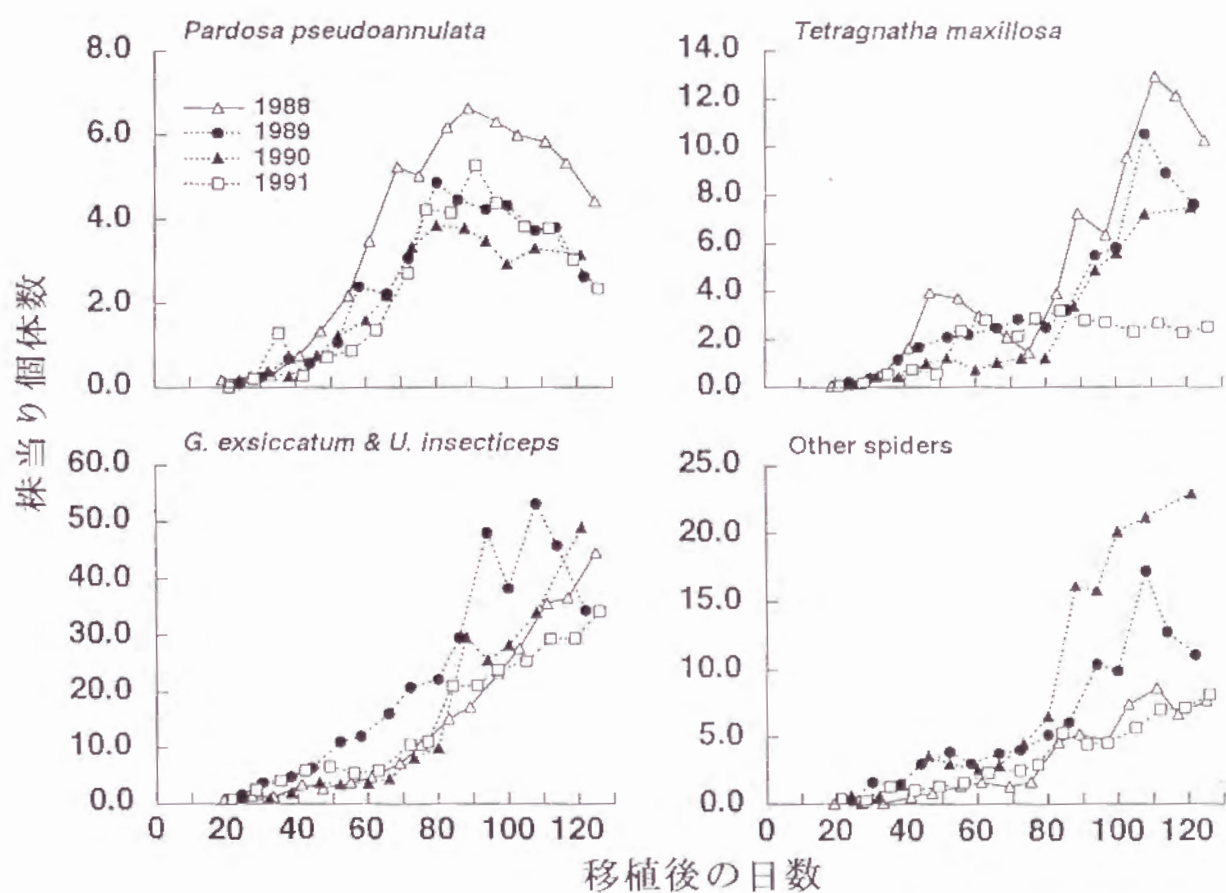
以上を合計した総クモ類の発生活長は非常に安定していた(第2-30図)。すなわち移植後20~30日頃から急速に増加し、8月頃から一定の割合で増え続ける。そして9月下旬から密度は安定した。総クモ類の動態パターンの特徴として、ひとつはもっとも密度の高いアカムネグモ類の変動パターンと類似していること、また各クモ類の密度の年次変動が、イネウンカ類の年次変動などにくらべて小さいことが抽出された。初期の増加率が著しいのは、増殖によるものより外部からの侵入による個体数増加を反映していると考えられた。

カタビロアメンボ類

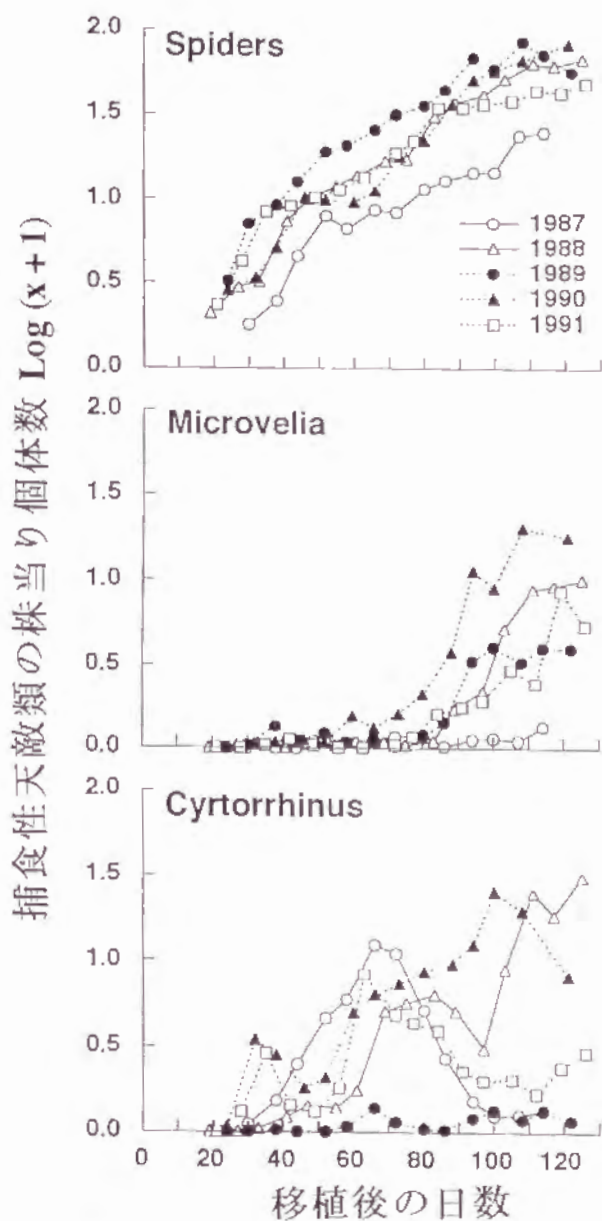
カタビロアメンボ類は水面に生息し、落ちた昆虫類を餌として生活しており、於保・宮原(1957)により、ケシカタビロアメンボ *Microvelia douglasi* がツマグロヨコバイの天敵として記録された。また熱帯の水田における天敵としての効果がKENMORE(1980)やNAKASUJI and DYCK(1984)などによって調べられている。筆者の調査で得られた種類は、すべてホルバートカタビロアメンボ *Microvelia horvathi* であった(同定は蚕糸・昆虫農業技術研究所、村路雅彦博士による)。本種もケシカタビロアメンボ同様に、イネウンカ類の天敵として小林(1961)のリストに挙げられている。第2-30図に5年間の発生活長をまとめて示した。水稻栽培期間の前半は低密度で推移したが、出穂期以降急速に密度が高くなる傾向が一般的であった。収穫期に密度が安定するが、その時期の密度の年次変動はクモ類に比較して大きくなった。本種は密度増加に対する有翅型の出現割合がケシカタビロアメンボより高く(MURAJI and NAKASUJI, 1988)、移動性に富んでいると思われる。

カタグロミドリメクラガメ

本種 *Cyrtorrhinus lividipennis* は、イネウンカ類の卵および幼虫の捕食者として知られている(末永・中塚, 1958)。本種の生態や捕食者としての評価については、HINCKLEY(1963)、中須賀(1977)、SIVAPRAGASAM and ASMA(1985)、HEONG et al.(1990)、CHOI et al.(1992)、寺本・横溝(1992)などが行っているが、水田内での動態に関する報告は少ない(寺本・横溝, 1992)。本種はわが国では越冬できず、イネウンカ類と同時に飛来する長距離移動性天敵である。筆者の調査水田における飛来侵入時期の本種の密度はきわめて低く、通常のネットトラップにもわずかにしか捕獲されない。発生活長は、前記2種に比べると年次変動が大きく、か



第2-29図 調査水田におけるクモ類の個体数変動（実数）。
 左上：キクヅキコモリグモ， 左下：アカムネグモ類，
 右上：ヤサガタアシナガグモ， 右下：その他のクモ類。



第2-30図 捕食性天敵類の個体数変動（対数値）．
 上：総クモ類，中：カタビロアメンボ類成幼虫，
 下：カタグロミドリメクラガメ成幼虫．

つ発生のピークも一定しなかった(第2-30図)、毎年の発生活消長の比較から、本種の個体数変動は、イネウンカ類とくにトビイロウンカの発生活消長に依存していると思われた。

年次間変動の比較

上記3種の捕食性天敵の年次間変動の大きさを比較するとともに、あとで述べるイネウンカ・ヨコバイ類との相互作用を解析するために、久野(1968)に準じて世代区分を行った。すなわち7月20日～8月15日を第Ⅰ期、8月16日～9月15日を第Ⅱ期、9月16日～10月25日を第Ⅲ期とし、発生活消長グラフから各期間中の平均密度を算出した。以下の解析にはこの平均密度の対数値を用いた。

5年間の各世代の平均密度および標準誤差 $\times 2$ の値を第2-31図に示した。クモ類の各時期の密度の安定性は、第2-31図により一層明確になった。各期間への増殖率は、Ⅰ～Ⅱ、Ⅱ～Ⅲどちらも真数で2.5であった。カタビロアメンボの密度の年次変動は、時期が進むほど大きくなった。本種の生息場所は水面であるが、出穂期以降水田の水位が非常に不安定なことが、発生活変動の大きさに影響している可能性が考えられた。カタグロミドリメクラガメの年次変動はイネウンカ類にくらべても大きく、また時期が進んでも安定しなかった。本種の飛来侵入密度は推定できなかったが、飛来侵入量の年次変動もイネウンカ類と同程度かそれより大きいと思われる。イネウンカ類の卵や幼虫という極めて変動しやすい資源を利用するため、一枚の水田内での密度の年次変動が大きくなりやすいと考えられた。

(2)捕食性天敵とイネウンカ・ヨコバイ類との相互作用

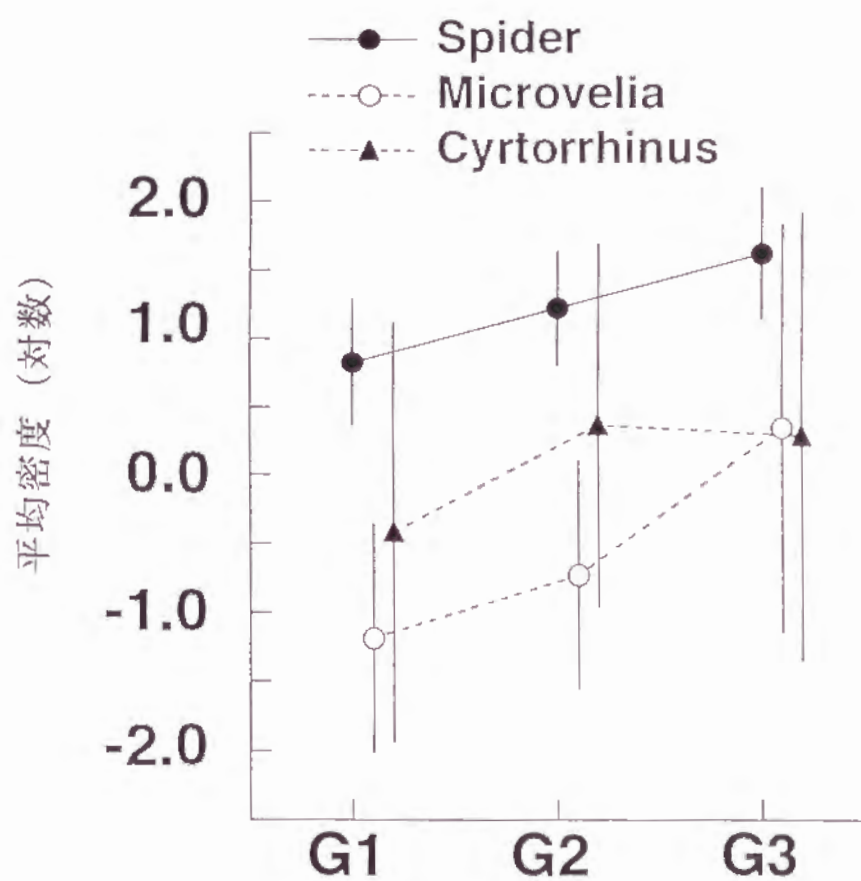
上記3種の天敵としての重要性を評価するため、イネウンカ・ヨコバイ類の密度との関係を解析した。

方法

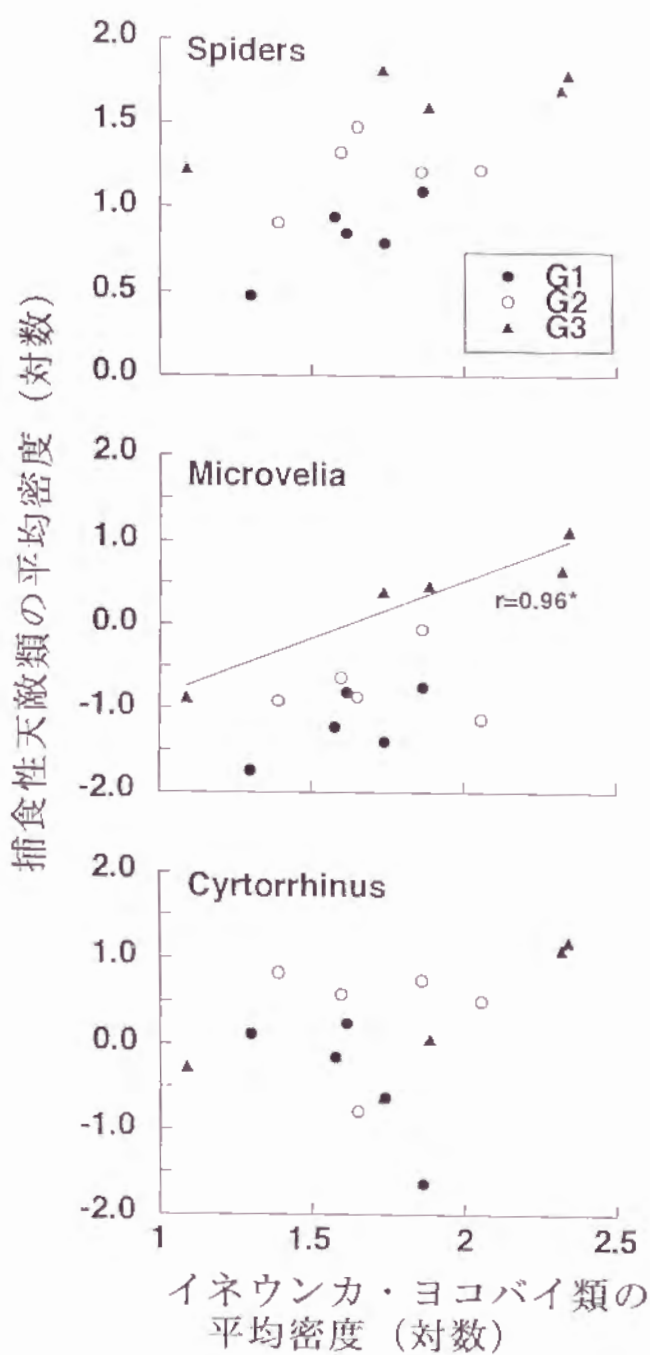
(1)における解析のために行った発生時期の区分を、イネウンカ・ヨコバイ類に適用した。まずトビイロウンカおよびセジロウンカにツマグロヨコバイを加えた3種の3～5齢幼虫および成虫の総合計を求め、その密度変動グラフを用いてⅠ、Ⅱ、Ⅲ期のウンカ・ヨコバイ平均密度を求めた。イネウンカ類の種別に解析を行う場合には、それぞれのⅡ-4-1)に述べた種の世代期間に合わせて天敵類の平均密度を算出した。

イネウンカ類の密度と天敵類の密度

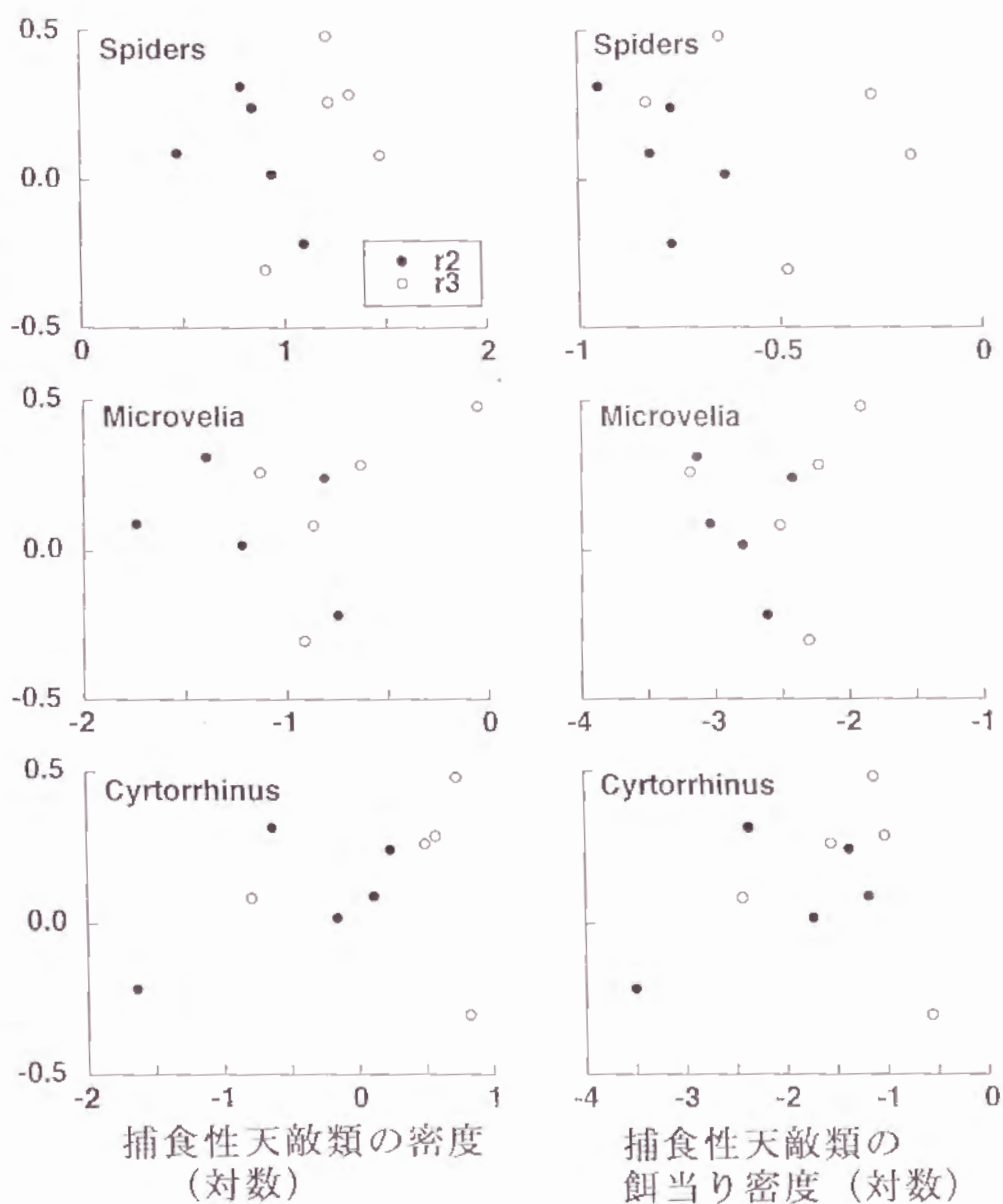
第2-32図にイネウンカ・ヨコバイ類の密度と捕食者の密度の関係を示した。クモ類およびカタビロアメンボでは、各時期におけるイネウンカ・ヨコバイ類の密度に対応して密度が上昇したが、統計的に有意であったのはカタビロアメンボの第Ⅰ期のみであった。カタグロミドリメクラガメの密度と、イネウンカ・ヨコバイ類密度の間には有意な相関関係はみいだせなかった。天敵類の密度変化と、イネ



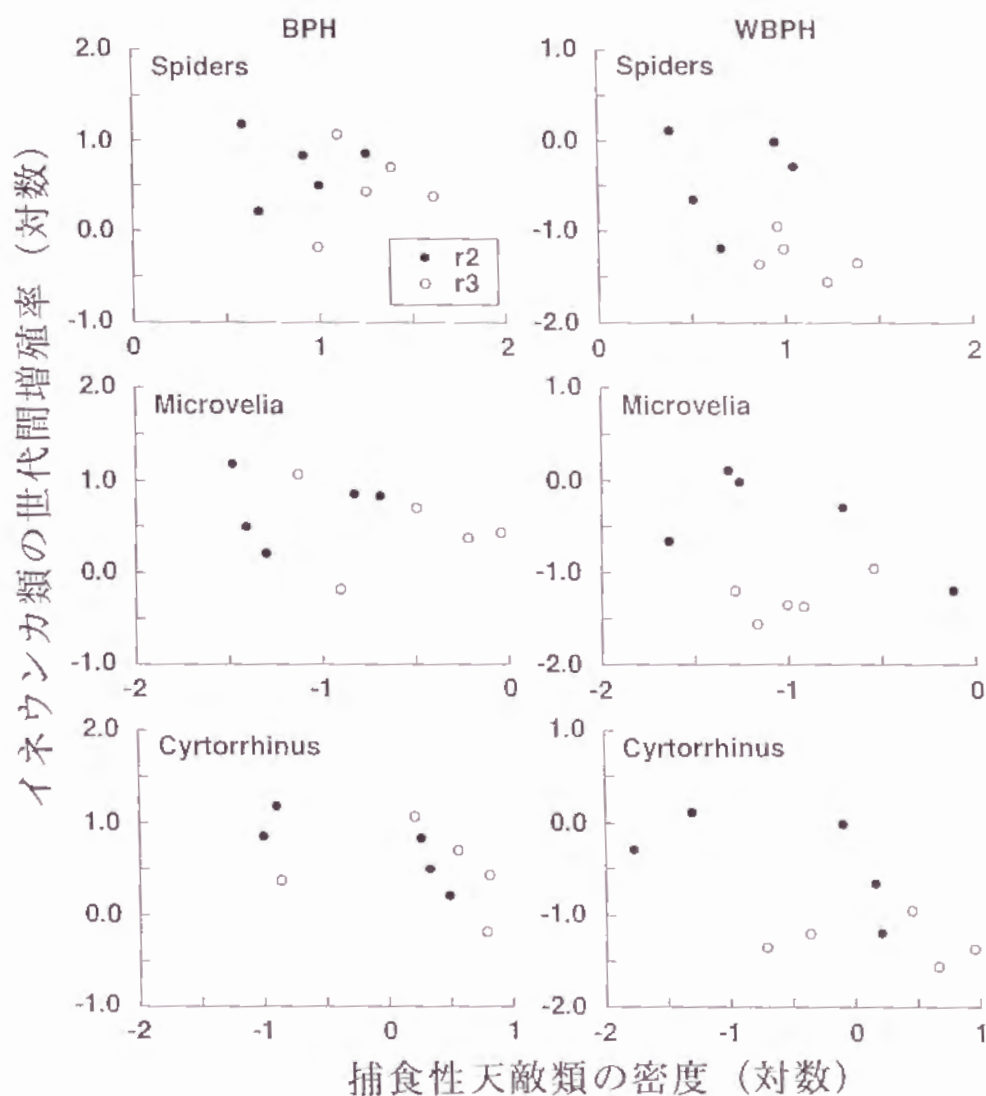
第2-31図 捕食性天敵類の各期間平均密度と標準誤差×2.
 G1 : 7月20日～8月15日, G2 : 8月16日～9月15日,
 G3 : 9月16日～10月25日



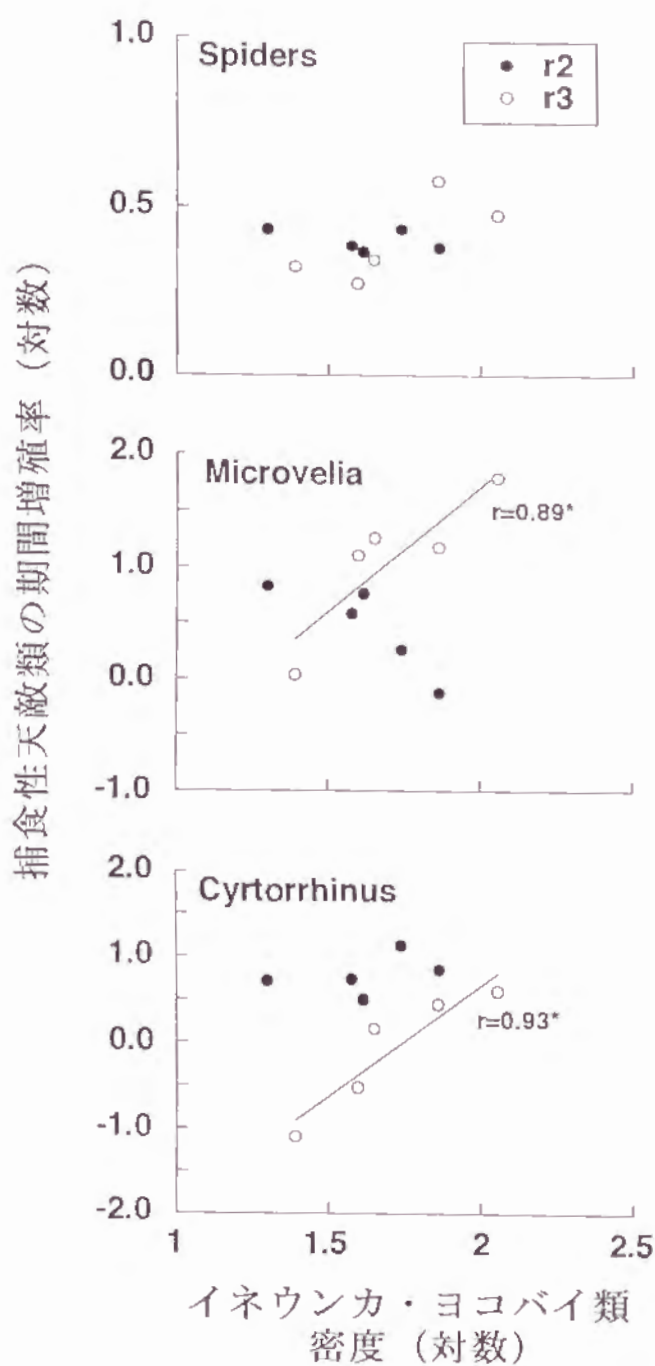
第2-32図 イネウンカ・ヨコバイ類の密度と捕食性天敵類の密度の関係.
世代区分は第2-31図と同じ.



第2-33図 天敵類の平均密度がイネウンカ・ヨコバイ類の増殖率に及ぼす影響。左：横軸は平均密度，右：イネウンカ・ヨコバイ類1頭当りの天敵密度。



第2-34図 天敵類の平均密度がトビイロウンカおよびセジロウンカの増殖率に及ぼす影響。



第2-35図 イネウンカ・ヨコバイ類の密度と天敵類の増殖率との関係.

ウンカ・ヨコバイ類の増殖率との間にも負の関係がみられるが、統計的に有意ではなかった(第2-33図)。イネウンカ類の種別に解析した結果(第2-34図)も、同様であった。

天敵類の餌としてのイネウンカ・ヨコバイ類の評価を行うために、各時期のイネウンカ・ヨコバイ類の密度に対して、天敵類の増殖率をプロットした(第2-35図)。クモ類は先に示したように、各時期の間の増殖率は極めて安定しており、餌の増加は増殖率に影響しなかった。カタビロアメンボおよびカタグロミドリメクラガメの第Ⅰ～Ⅱ期の増殖率も、イネウンカ・ヨコバイ類の密度変化と相関はなかったが、第Ⅱ～Ⅲ期への増殖率に対しては正の相関がみられた ($p < 0.05$)。

(3)寄生性天敵

成幼虫寄生性天敵

イネウンカ類の主要な寄生性天敵として、成幼虫期にはカマバチ、ネジレバネ、およびウンカシヘンチュウが知られている。サクシオンマシン法によって得られた試料中の、イネウンカ類を解剖することにより、幼虫および成虫の寄生性天敵の寄生率を調査した。

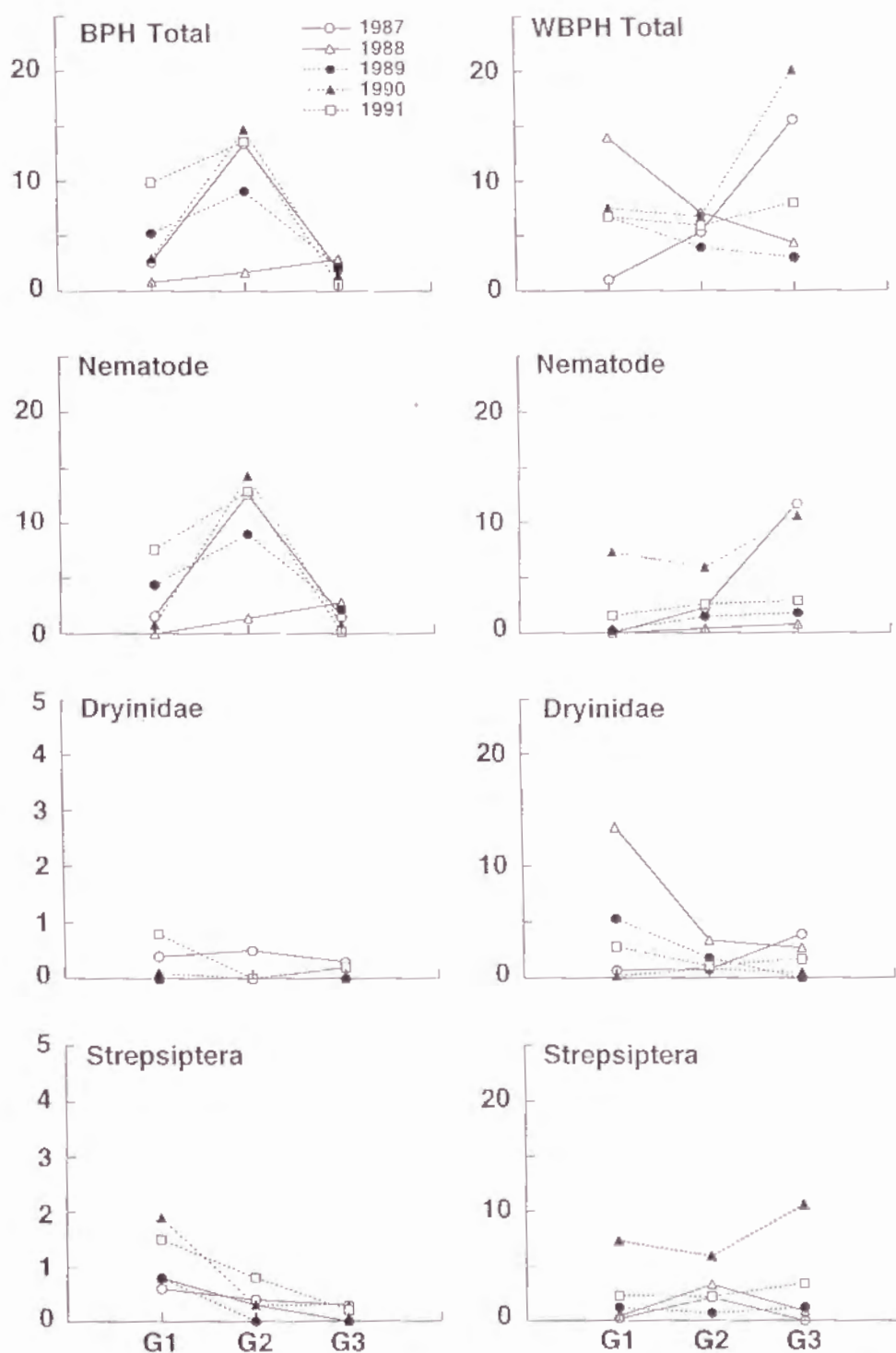
イネウンカ類幼虫の世代別に求めた寄生率の変動を、第2-36図に示した。トビイロウンカでは、1988年を除くと第2世代、第1世代、第3世代の順に寄生率が高くなり、そのほとんどはウンカシヘンチュウ *Agamermis unka* によるものであった。カマバチ、ネジレバネの寄生は最高で1～2%程度であり、世代を追うごとに低下した。

セジロウンカの寄生者は年により優勢な種類が変化するため、寄生率の変動に一定した傾向は見いだせなかった。ウンカシヘンチュウによる寄生率は第3世代に高くなる場合があった。これはセンチュウの寄生時期は変わらないが、セジロウンカの世代期間がトビイロウンカより短いためではないかと思われた。

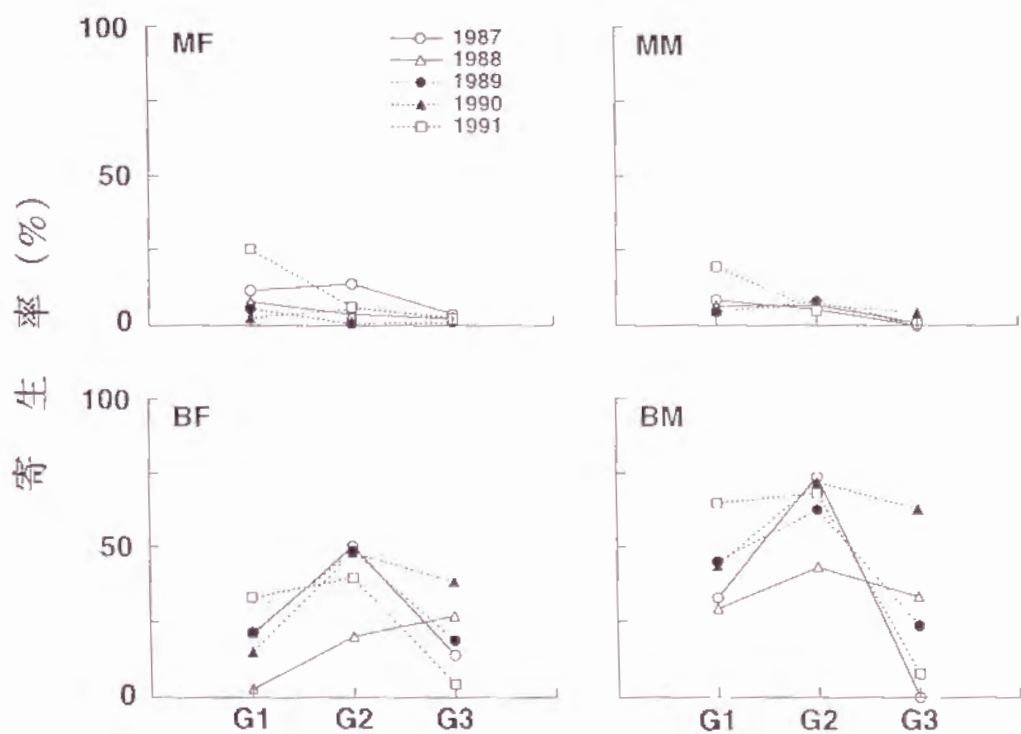
イネウンカ類成虫の寄生率を、第2-37図および38図に示した。どちらのウンカも長翅型にくらべて短翅型で寄生率が高くなった。通常出現しないセジロウンカの短翅型雄が、第2世代に多く採集されたが、これらはすべてウンカシヘンチュウあるいはネジレバネの寄生を受けていた。トビイロウンカ成虫は、幼虫と同様に第2世代が寄生率のピークになることが多く、そのほとんどがウンカシヘンチュウによるものであった。セジロウンカの雌は世代を追うごとに寄生率が上昇した。短翅雌ではウンカシヘンチュウが優先したが、長翅雌では3種の寄生率の大小は年により変化し一定の傾向はなかった。

ウンカシヘンチュウの寄生率がイネウンカ類の第2世代にピークになる現象は、久野(1968)や日鷹(1990)にも述べられている。筆者の調査ではセジロウンカ幼虫での寄生率は、必ずしも第2世代が高くなるとは限らなかった。今村(1932)によ

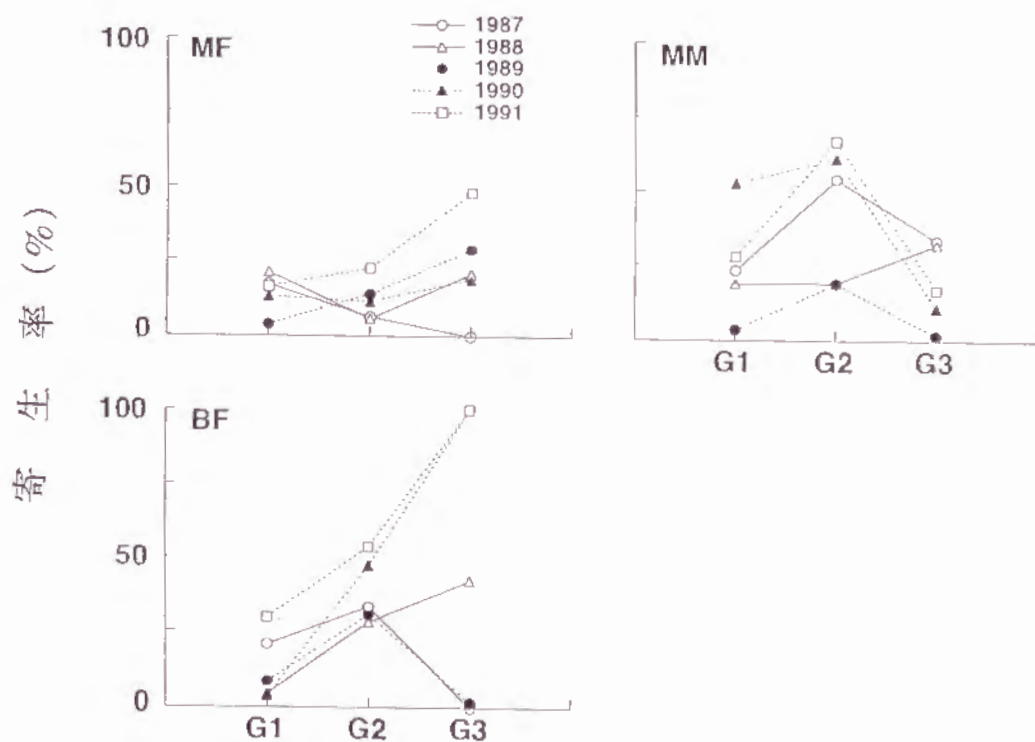
寄生率 (%)



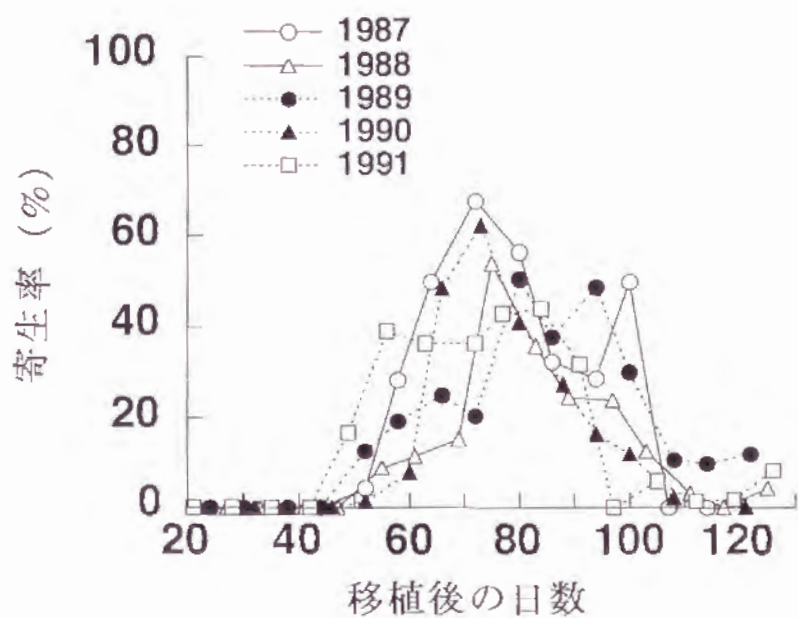
第2-36図 イネウンカ類幼虫における寄生性天敵類の世代別寄生率.
Nematode : ウンカシヘンチュウ, Dryinidae : カマバチ類,
Strepsiptera : ネジレバネ類.



第2-37図 トビイロウンカ成虫における寄生性天敵類の世代別総寄生率.
MF:長翅雌, BF:短翅雌, MM:長翅雄, BM:短翅雄.



第2-38図 セジロウンカ成虫における寄生性天敵類の世代別総寄生率.
MF:長翅雌, BF:短翅雌, MM:長翅雄, BM:短翅雄.



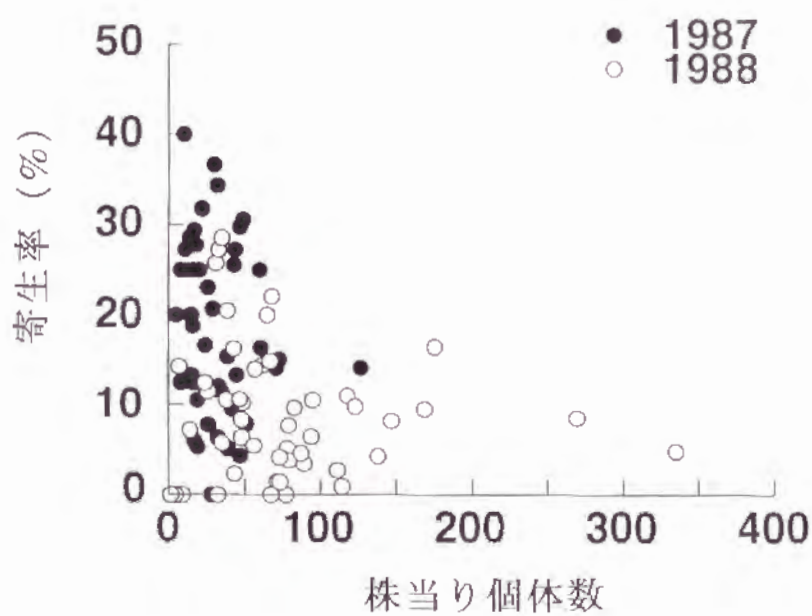
第2-39図 トビイロウンカ短翅雌成虫におけるウンカシヘンチュウ寄生率の変化.

ると、この線虫は年1化であり、産卵は6月下旬から秋までの期間に行われ、ピークは8月初旬とされている。また幼虫は3週間程度でふ化し、幼虫は水中を泳ぎ稲に達した後、ウンカ類に寄生する(今村, 1932)。筆者の用いた水田は、代かき直前まで乾田化しているため、シヘンチュウの活動は代かき後に限定される。今村(1932)の記述と考え合わせると、本種の産卵ピーク等はかなり斉一になるものと考えられた。例として寄生率の高いトビイロウンカ短翅雌成虫の調査日別寄生率を、移植後の日数に対してプロットすると、最高寄生率を示す調査日は5年間とも移植後70日~80日になった(第2-39図)。このようにシヘンチュウの産卵・ふ化時期が、寄主であるイネウンカ類の発生動態(ピークの高さや時期)とは独立に決定されることは、寄生個体数や寄生率の変動の大きさにつながる事が予想される。1988年はトビイロウンカの飛来時期が早く、各世代のピークは他の年より15~20日早くなった。この年の第2世代のシヘンチュウ寄生率は非常に低く、逆に第2世代から第3世代への増殖率はきわめて高くなった。トビイロウンカの寄生率がセジロウンカより高くなったが、これはトビイロウンカがセジロウンカに較べて株ぎわの水面に近いところに生息すること(久野, 1968; 野田, 1987)が、シヘンチュウの寄生率の高さにつながっているのではないかと思われた。

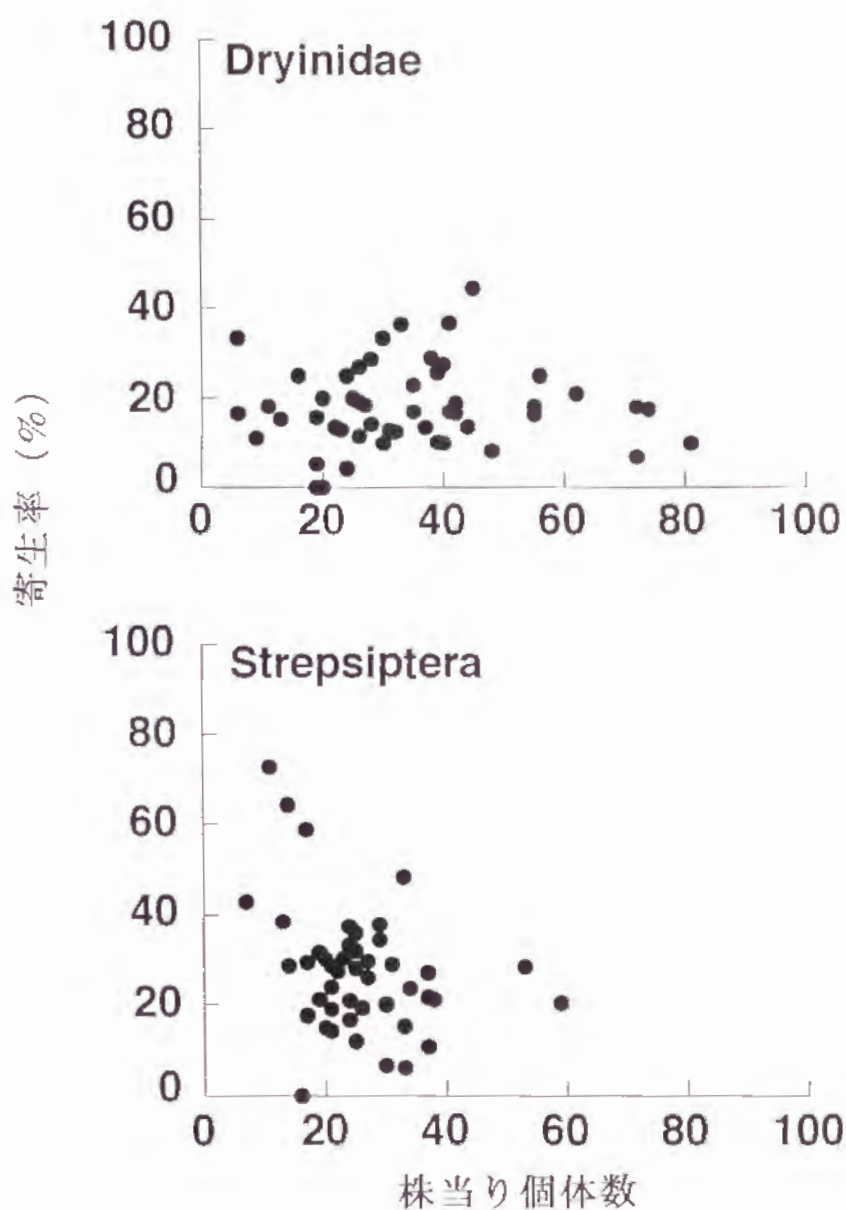
カマバチはウンカ類の成幼虫に対して捕食と寄生を行う(江崎・橋本, 1937)。しかし、ウンカ類とカマバチとの間に寄主特異性があり、寄主でないウンカの体中に産下された卵および幼虫の発育は正常に行われない(阿部・小山, 1991)。寄主の種が明らかな場合について、カマバチの繭を試験管内に保存し、羽化脱出した個体の種を調べた結果、トビイロウンカにはキアシカマバチ *Pseudogonatopus flavifemur* が、セジロウンカにはトビイロカマバチ *Haplogonatopus apicalis* のみが寄生していた(同定は農業環境技術研究所, 小西和彦博士による)。ウンカ2種で寄生率が異なるのは、カマバチ両種の寄生行動や生活史のウンカとの同調性によるものと思われた。

ネジレバネのトビイロウンカへの寄生率はセジロウンカにくらべて低く、しかも世代を追うごとに低下した。久野(1968)はトビイロウンカにおいてもセジロウンカと同様に、世代が進むと寄生率が上昇することを報告しており、筆者の調査結果と異なった。インドネシアにおけるトビイロウンカのネジレバネ寄生率は周年栽培地帯で高く、世代とともに上昇した(沢田・スブロット, 1991)。またフィリピンでは、筆者の観察と同様ネジレバネおよびカマバチの寄生率は、トビイロウンカよりセジロウンカで高くなった(PENA and SHEPARD, 1986)。今回ネジレバネの種の同定は行わなかったが、カマバチ同様に寄主選択性の違いなどを明らかにする必要がある。

寄生者の寄主密度に対する反応を調べるために、ウンカ類密度(3~5齢およ



第2-40図 調査株別のトビイロウンカ個体数とウンカシヘンチュウ寄生率との関係. ● : 1987年9月3日, ○ : 1988年9月6日.



第2-41図 調査株別のセジロウンカ個体数とカマバチ類および
ネジレバネ類寄生率との関係。
カマバチ：1988年7月20日，ネジレバネ：1990年7月26日。

び成虫)と寄生率との関係を求めた。計算は各寄生者においてもっとも寄生率が高く、かつ調査株ごとの寄生率が得られた調査日のデータを利用した。利用した調査日はトビイロウンカに対するシヘンチュウの寄生率が1987年9月3日および1988年9月6日、セジロウンカに対するカマバチが1988年7月20日、セジロウンカに対するネジレバネが1990年7月26日であった。シヘンチュウの寄生率は、トビイロウンカ密度の増加につれて減少する、密度逆依存的な反応を示した(第2-40図)。ネジレバネの反応もセジロウンカ密度に対して密度逆依存的であったが、カマバチではそのような傾向はなく、むしろ中間的な密度付近で寄生率が高くなった(第2-41図)。この解析では、各稲株における寄生者の密度に関する情報がないため詳細な解析は行えないが、上記の結果は寄生者の寄主反応の違いを示しているものと思われた。

卵寄生蜂

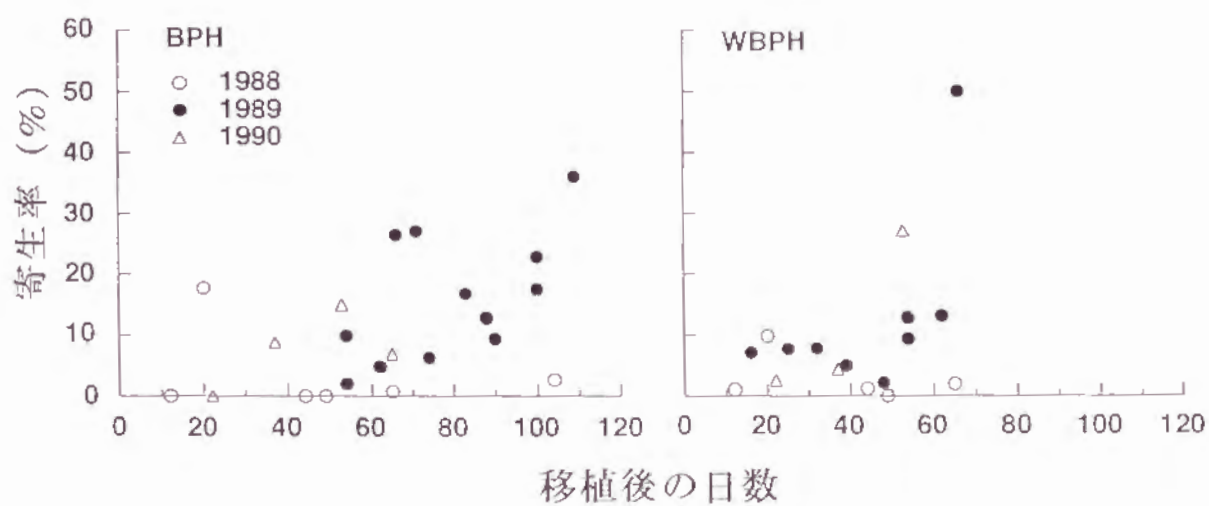
卵期については、ÔTAKE(1967)や久野(1968)、WATANABE et al.(1992)に準じた“おとり法”により寄生蜂の寄生率を調査した。この方法では水田の稲が若い時期には、あらかじめ雌成虫に一日間産卵させたポット植えの稲を水田内に放置し、4日後に回収した。稲は実体顕微鏡下で分解し、得られたウンカの卵は湿ったろ紙を敷いたペトリ皿に取り出した。その後25℃で保存し、ウンカの幼虫のふ化や寄生蜂の有無を調査した。水田内の稲が大きくなってからは、ナイロンメッシュで作成した円筒ケージ(直径3.5cm、長さ20cm)を茎に取り付け、中に蔵卵雌成虫を1頭放飼し産卵させた。翌日成虫をケージとともに取り除き、4日間放置した。以後はポット稲と同じ処理を行った。卵はふ化あるいは眼点形成期まで進んだものを生存卵数、寄生蜂の羽化あるいは蜂の寄生によるウンカ卵の変色(ÔTAKE, 1968)を認めたものを被寄生卵、また発生が進まず白濁あるいは糸状菌などの発生を認めたものをその他の死亡卵とした。調査は断片的ではあるが1988～1990年の3年間行った。

おとり法によって得られた卵寄生蜂は1種であり、ホソハネヤドリコバチ科 Mymaridaeに属する *Anagrus* sp.であった(九州大学広瀬義躬博士による)。1989年にはトビイロウンカで最高約36%、セジロウンカで約50%に達する寄生率が得られた(第2-42図)。寄生率の年次変動は大きく、1988年には初期に10～20%の寄生率があったが、その後低下しほとんど寄生率は0付近になった。

1989年は両ウンカの全発生期間において寄生率を調べることができた。寄生以外の死亡卵率は、セジロウンカで50～70%となり、8月下旬に減少した。トビイロウンカでは30%前後の値を取り、出穂期以降減少した(第2-42図)。

6) イネウンカ類および天敵類の空間分布型と分布相関

捕食者と被捕食者との相互関係を解析するうえで、上記のような平均密度の相



第2-42図 おとり法によって調査した卵寄生蜂寄生率の変化.

互関係に加えて、両者の空間的な重なりを解析することが重要である。ここではIWAO(1977)の考案した、2種の平均こみあい度にもとづく分布相関指数 ω を利用して、天敵類とイネウンカ類の空間分布の重なり程度を解析した。

方法

IWAO(1968)はLLOYD(1967)の平均こみあい度の概念を拡張して、生物の様々な空間分布パターンを記述する方法として、平均密度と平均こみあい度関係の解析法を提案した。平均こみあい度 \bar{m}^* は、以下のように定義される。

$$\bar{m}^* = (\sum X_j^2 / \sum X_j) - 1$$

ここで x_j はj番目の区画の個体数である。筆者の調査のように全区画の一部をサンプリングして得られたデータの場合、平均こみあい度の推定値 \bar{x}^* は、密度の平均値および分散の標本推定値(\bar{x} および s^2)を利用して以下のように計算できる。

$$\bar{x}^* = \bar{x} + (s^2 / \bar{x} - 1)$$

こうして得られた、 \bar{m}^* および m 、あるいは \bar{x} および x は通常直線関係が認められる。回帰直線の切片 α および傾き β は、それぞれ基本集合度指数および密度-集合度係数と呼ばれる。

さらにIWAO(1977)は2種の生物の空間的相関の程度を示す指数として、 ω を提案した。まず、種Xと種Yが同一空間に分布するとした場合、種Xに対する種Yの平均こみあい度は、

$$\bar{m}_{XY}^* = \sum X_{Xj} X_{Yj} / \sum X_{Xj}$$

種Yに対する種Xの平均こみあい度は、

$$\bar{m}_{YX}^* = \sum X_{Xj} X_{Yj} / \sum X_{Yj}$$

と定義される。このとき X_{Xj} 、 X_{Yj} はそれぞれj番目の区画の種Xおよび種Yの個体数である。 ω は以下のように定義される。

$$\omega_{(+)} = (\gamma - \gamma_{(ind)}) / (1 - \gamma_{(ind)}) \quad \gamma \geq \gamma_{(ind)}$$

$$\omega_{(-)} = (\gamma - \gamma_{(ind)}) / \gamma_{(ind)} \quad \gamma \leq \gamma_{(ind)}$$

このとき

$$\gamma = \sqrt{(m_{YX} / m_X \cdot m_{XY} / m_Y) / ((m_X + 1) / m_X \cdot (m_Y + 1) / m_Y)}$$

$$\gamma_{(ind)} = \sqrt{m_X / (m_X + 1) \cdot m_Y / (m_Y + 1)}$$

ω が-1, 0, 1のときそれぞれ種Xおよび種Yは、完全に排他的、完全に独立、完全に重なり合う分布となる。

サクションマシンにより得られた同じ日の同一株内の、捕食性天敵およびイネウンカ・ヨコバイ類の個体数を用いて、単一種の $m-m$ 関係および種間の ω を計算した。

結果

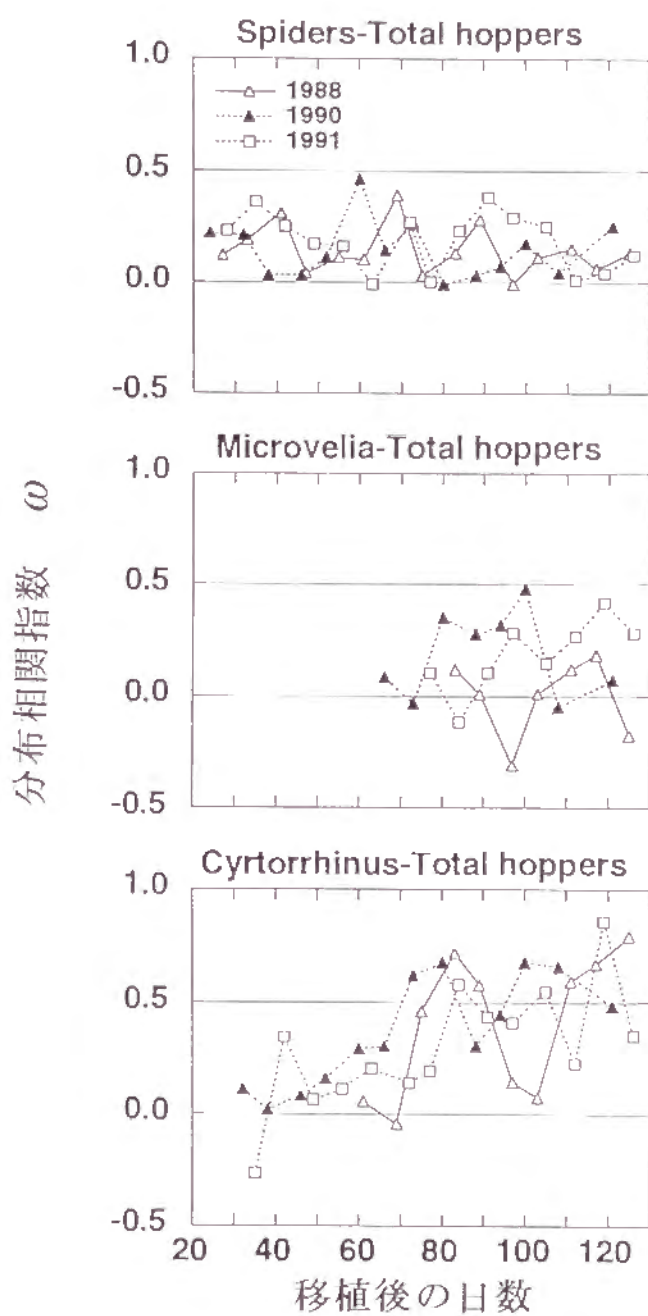
$m-m^*$ 関係の回帰式の α および β を第2-20表に示した。ここではすべての年次をまとめて計算を行ったが、トビイロウンカの点のばらつきは大きく、成幼虫ともセジロウンカの結果にくらべて、寄与率が低くなった。法橋(1972)はトビイロウンカの β は、ツマグロヨコバイにくらべて年次変動が大きいことを示し、その要因として侵入密度の変動幅がトビイロウンカのほうが大きいためだと考えた。筆者の調査結果でも β の値はトビイロウンカにくらべてセジロウンカで小さくなった。トビイロウンカの飛来侵入世代密度の最大/最小値は24.2であるのに対して、セジロウンカの場合は5.7と小さかった。また α もトビイロウンカ成虫で3.4、幼虫で11.2となったのに対して、セジロウンカは成虫で0.45、幼虫で1.34と小さかった。このようにどちらのウンカも成幼虫の空間分布は $\alpha > 0$ 、 $\beta > 1$ 、つまりコロニーを持ちながら集中分布するという特性を示しているが、 α 、 β とも種間ではトビイロウンカの値のほうが大きくなった。これは成虫の場合、セジロウンカの長翅型発現性がトビイロウンカにくらべて高く、水田内での分散あるいは水田外への移出により分布の均一性をもたらしやすいためと思われた。幼虫での分散機構は明らかではないが、トビイロウンカが株元に限って生息しているのに対して、セジロウンカ幼虫は、稲株の垂直方向に広く分布している(久野, 1968)ので、株間の分散が起こり易いのではないかと考えられた。1960年代のイネウンカ類の β を久野(1968)のTable 13の平均値、分散を参考に計算すると、トビイロウンカ成幼虫とも2.60、セジロウンカ成虫が1.82、幼虫で1.61と、どちらも筆者の結果より大きな値となった。

クモ類ではすべての種類を込みにした場合の解析結果は $\alpha = 0.81$ 、 $\beta = 1.03$ と、集中度の程度は低く、ランダム分布とみなせた。これに対して、カタグロミドリメクラガメおよびケシカタビロアメンボでは $\alpha \approx 0$ 、 $\beta < 1$ となり、個体を単位とした集中分布となった。

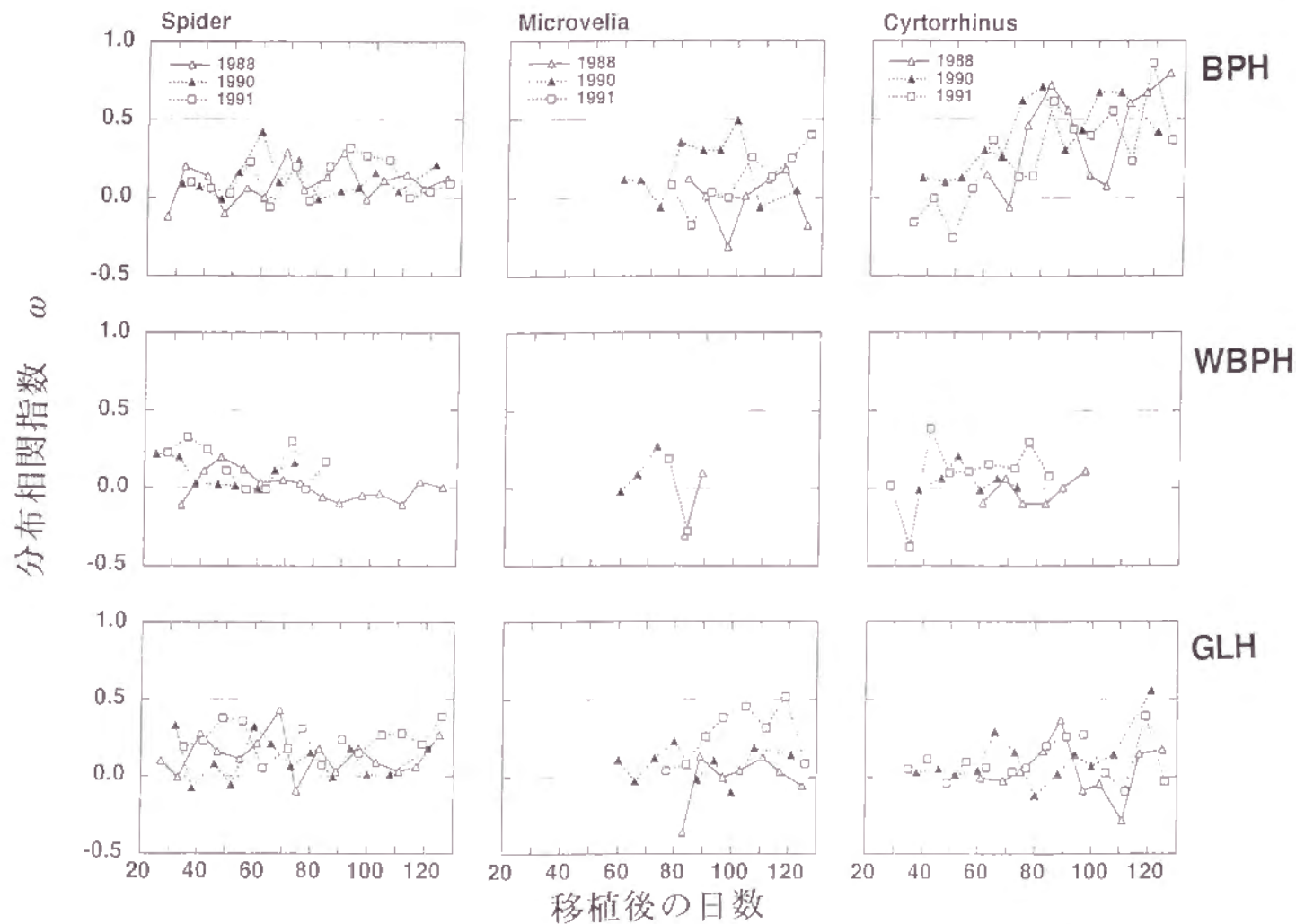
株を単位としたときの、イネウンカ類およびツマグロヨコバイの成幼虫合計密度と各捕食性天敵類との分布相関指数 ω の変化を、第2-43図に示した。クモ類とイネウンカ・ヨコバイ類との ω は常に正の値になったが、平均が0.2前後で変動しており、両者の分布相関は弱いものであり、久野(1968)に示された結果と同じであった。カタビロアメンボは出穂期以後の解析しか行えなかったが、イネウンカ・ヨコバイ類と正の相関はみられるものの、クモ類の結果にくらべて ω の変動が大きくなった。餌種との分布相関の変動が大きい要因として、出穂期以降の水田水位の変動など生息場所の環境が変動しやすいためではないかと思われた。カタグロミドリメクラガメでは前2種とは傾向が異なり、移植後の日数とともに ω は上昇し、大きく変動はするものの最大0.8程度にまで達した。これは餌種と分布

第2-20表 増殖世代におけるIWA0(1968)の $m-m^*$ 回帰分析結果

種名	発育 ステージ	N	α	β	r^2
トビイロツカ	成虫	56	3.40	1.40	0.910
	幼虫	67	11.20	1.78	0.856
	合計	69	12.98	1.68	0.857
セジロツカ	成虫	37	0.45	1.08	0.995
	幼虫	41	1.34	1.10	0.996
	合計	43	1.10	1.10	0.997
クモ類	合計	60	0.81	1.03	0.999
カサネアメンボ類	合計	24	0.86	1.37	0.942
カサネミミシカ	合計	47	-0.60	1.92	0.943



第2-43図 イネウンカ・ヨコバイ類と捕食性天敵類との間の分布相関指数 ω の変化.



第2-44図 イネウンカ・ヨコバイ類の種類別に求めた捕食性天敵類との間の分布相関指数 ω の変化。 BPH：トビイロウンカ，WBPH：セジロウンカ，GLH：ツマグロヨコバイ

が非常に緊密に重なり合っていることを示すものである。

各天敵類とイネウンカ・ヨコバイ類各種と個別に ω を計算した結果を第2-44図に示した。クモ類はどの餌種に対しても ω は0~0.5の範囲となった。各調査時点で個体数の多い餌種に反応している傾向もみられるが、移植後100日以降のトビイロウンカの増加に対しては、 ω の上昇はみられなかった。これはクモ類の増殖あるいは移動による数の反応が、トビイロウンカの集中分布に対応できていないことを示している。カタビロアメンボではおもに出穂期以降の結果のため、セジロウンカとの関係が明らかではなく、種別の強い分布相関はみられなかった。カタグロミドリメクラガメでは、セジロウンカとの ω は0よりわずかに高い値を取り、ほとんど変化しなかった。ツマグロヨコバイでは、出穂期以降 ω が上昇する年もあったが、変動が大きく一定の傾向はみられなかった。トビイロウンカとの関係は第2-43図に示されたと同様に強い分布相関関係を示し、カタグロミドリメクラガメの餌種との緊密な重なり合いは、とくにトビイロウンカとの関係により成立していることが明らかとなった。本種はクモ類やカタビロアメンボにくらべて、集中分布を示した(第2-20表)が、これも本種がトビイロウンカに大きく依存しているためではないかと思われた。

7) 増殖世代のまとめと考察

トビイロウンカとセジロウンカの動態の比較

両種の飛来侵入世代密度は、1987~1991年の平均で約50倍の違いがあったが、第2世代以降逆転した(第2-19図)。両種の各生育段階別生存率において顕著に差があるのは、雌成虫から次世代若齢幼虫の間の増殖率(s_2 あるいは s_2+s_3)であった(第2-19図)。この期間の変動が(第2-19表)、世代間増殖率の変動にもっとも大きく影響していた。久野(1968)はセジロウンカの増殖率がトビイロウンカにくらべて低いことや、卵期の原因不明の死亡率が50%以上に達することを報告している。最近、寒川(1991)は日本型品種において、セジロウンカの卵が産卵部位の褐変とともに高率に死亡する現象(生理的死亡)があり、インディカ型品種では、日本型にくらべて死亡率が非常に低いことをみいだした。さらに鈴木ら(1993)はこの生理的死亡が水稻生育段階により変化することを報告している。これに加えてセジロウンカは第1世代からの高い長翅発現率を示し(第2-21図、22図)、日当り産卵数の低下が著しい(第2-26図)。これらの要因の相乗作用が、トビイロウンカとの発生動態の差異をきわだたせていると考えられた。

トビイロウンカの第1世代生存率の変動に大きく寄与したのは、セジロウンカ同様 s_2+s_3 であった。トビイロウンカの卵で生理的死亡がどの程度起こるかは明らかではないが、第1世代では、大量に産卵されたセジロウンカ卵の生理的死亡に影響されることも考えられた。トビイロウンカ雌成虫の短翅型発現率は密度と

もに低下する(第2-22図)が、短翅雌成虫の日当り生存率は密度や移植後の口数により大きく変化せず、日当り産卵数の世代別の減少もセジロウンカほど極端ではない。これらの要素が密度増加および水稻生育とともに相乗的に作用して、全体として密度依存的な増殖率の減少をもたらすが、第2世代以降の生存率の変動に単独で大きく寄与する要素はみられなかった(第2-18表)。KENMORE et al.(1984)はトビイロウンカの雌当り産卵数が、密度依存的に急速に減少することを示した。筆者は実験的に調査を行っていないが、短翅雌成虫の生存率が変化しないことや日当り産卵数の変化からみて、密度はKENMORE et al.(1984)の結果ほど極端に産卵数に影響しないのではないかと考えられた。

1960年代および国内の他地域との比較

本調査で得られたイネウンカ類の発生動態を久野(1968)と比較すると、以下の点が大きく異なった。1)飛来侵入世代密度および増殖世代密度の増加、2)セジロウンカにおける発生パターンの変化、3)年次間変動幅の変化。久野(1968)は九州での調査結果を、岸本(1965)の四国におけるトビイロウンカ発生動態調査と比較し、密度、増殖率および空間分布の違いを指摘した。両者の比較では飛来侵入密度が低いほど、増殖率が高くなった。筆者の調査ではトビイロウンカの平均密度の増加は、1960年代にくらべて6～10倍になった(第2-15表)が、平均的な増殖率に変化はなく、密度変動パターンは1960年代と変わらなかった。しかし、平均密度の分散値は世代が進むと減少する傾向があることや、1960年代では6年間に1度しか観察されなかった収穫時期の坪枯れが、量的な変動はあるものの5年間で4回発生したことなどを考え合わせると、筆者の調査によるトビイロウンカの発生量は、温帯における基本的発生パターンの上限付近の状況を示しているのではないかと思われる。

セジロウンカの発生量は1960年代の20～40倍に達した。本種では平均的な発生パターンが変化し、筆者の調査では第1世代がピークとなることが多かった。その場合のピーク密度は1960年代のピーク密度(第2世代)の約10倍と高くなった。セジロウンカ第1世代の発生時期は水稻の分げつ盛期から最高分げつ期頃になる。この時期のセジロウンカの個体数の増加が、トビイロウンカの坪枯れのような被害をもたらすことはないが、第Ⅲ章で示すようにセジロウンカによる吸汁加害は、水稻の生育遅延や葉色の低下をもたらす。また、第1世代からすでに高い長翅型発現率を示すこと(第2-22図)などから、セジロウンカの第1世代には、すでに水稻のもつ潜在的な環境収容力の上限に達していることが示唆された。

Ⅱ-1に示されたように、1970年代後半からのセジロウンカの飛来量の増加にともない、わが国各地で発生動態の報告がなされている(飯富ら, 1984; 野田, 1987; 那波, 1991; 松村, 1992など)。野田(1987)は島根県では第1世代がピー

クになることが多く、羽化成虫は移出するが、8月上旬に再び飛来成虫が侵入し、見かけ上の第2世代を形成することを報告している。松村(1992)は、新潟県では野田(1987)の指摘する状況の年と、羽化した第1世代成虫にもとづいて第2世代が発生する年の両方があることを報告している。また飯富・児玉(1989)は、秋田県における増殖パターンを、第1世代および第2代の密度推移から、増殖型、減少型およびその中間型に分け、それぞれの発生型の予測法を検討している。中国地方や北陸地方では、九州における久野(1968)や筆者の調査結果と異なり、ときに株当たり数百頭に達し、激しい場合には水稻が枯死することが報告されている(那波, 1982; 野田, 1987; 松村, 1992)。ツマグロヨコバイでは、西南日本と北日本でピーク密度が大きく異なる現象が古くから知られており、その要因としてツマグロヨコバイの遺伝的差異や水稻品種、栽培条件などが考えられている(那波, 1979; SATO and SOGAWA, 1981; 寒川・佐藤, 1981; 常楽ら, 1983)。セジロウンカの場合、海外からの長距離移動個体がほぼ同時に両地域へ飛来侵入する(II-3-1))ことから、水稻品種や栽培条件の検討が今後必要と考えられる。

熱帯地域の動態および天敵類の比較

熱帯におけるトビイロウンカの発生動態の特徴として、フィリピンにおける調査から、高い侵入密度とその後の増殖率の低さ、ピーク世代が第2世代になることなどが知られていた(KUNO and DYCK, 1985)。しかし近年の調査では、水稻の栽培条件などの違いにより必ずしも同様なパターンを示さないことが知られている(たとえば, COOK and PERFECT, 1989; WADA and NIK, 1992; SAWADA et al., 1993)。マレーシア北部ムダ地区では、ツングロ病の対策として乾季に1カ月以上の休閑期を設定しているが、イネウンカ類の発生は通常乾季後の第一作が第二作より多い(平尾, 1989)。WADA and NIK(1992)は同地区の直播水田において筆者らと同様なイネウンカ類の個体群動態調査を進め、第一作の中でも作付が早いほど侵入密度は低いが増殖率が高く、被害を出しやすいことを示した。またその要因として休閑により天敵類の密度も低下し、初期の水田でのイネウンカ類の密度抑制効果は低い、その後急速な増加により、作付が遅い水田ほど天敵類による密度抑制が効果的に現れることを推定した。インドネシア・ジャワ島におけるSAWADA et al.(1993)の調査結果も、休閑期後の雨季作における個体群増殖率およびピーク密度が、引き続き乾季作にくらべて非常に高く、増殖率およびピーク密度を決定する要因として天敵類の重要性を示している。

熱帯水田のイネウンカ類個体群動態における天敵類の評価は、CHELIAH and HEINRICHS(1980)によるリサーチエンス(誘導多発生)の報告以来、数多く行われている(KENMORE et al., 1984; COOK and PERFECT, 1985a; KUNO and DYCK,

1985). わが国においても、ニカメイガあるいはイネウンカ・ヨコバイ類の防除のための薬剤散布が、イネウンカ・ヨコバイ類の増加を招いていることが1950年代にすでに指摘されており(末永・中塚, 1958), 水田内における天敵類の調査がされていた(小林, 1961). しかし, 有効と考えられる天敵類の水田における動態およびイネウンカ・ヨコバイ類の動態へ及ぼす効果については, クモ類(久野, 1968; KUNO and HOKYO, 1970; 川原ら, 1969, 1974, 1975) 以外にはほとんどみあたらない.

第2-21表に既報の論文から捕食性天敵類の密度が読み取れたものについて, その最高値(世代平均あるいはピーク密度)を示した. 筆者の調査によるクモ類の密度は収穫期に50~80頭/株に達した. この値は従来報告されている中でもっとも高い値であるが, 和田ら(1992)やKENMORE(1984)の値と大きくかけ離れておらず, むしろ九州地域の無防除水田では熱帯と同程度の個体数のクモが生息していると考えられた.

カタビロアメンボ類の熱帯での密度は高く, 和田ら(1992)の報告では播種後45日目にすでに700頭/ m^2 に, KENMORE(1984)でも移植後70日目に株当たり70頭に達しており, ウンカ類増殖率低下の重要な要因と考えられている. KUNO and DYCK(1985)の解析でもウンカ類の増殖率は, カタビロアメンボの密度増加と負の相関を示した. 筆者の調査でも最高値で20頭/株(10月上旬)になったが, 本種の密度とイネウンカ・ヨコバイ類の増殖率には有意な負の関係はなかった. 筆者の調査田では, 毎年7月下旬から8月上旬にかけて7~10日程度の落水期間を設けており, しかも出穂期以降の水位の変動が激しいために, カタビロアメンボが安定して増殖し得なかったものと考えられた. わが国においても, カタビロアメンボ類の水田内密度は, 7月上旬に400頭/ m^2 (小林, 1961)や8月下旬に1000頭/ m^2 (伴・桐谷, 1980)程度になることが報告されており, 熱帯同様のウンカ類抑制効果もあると思われる.

筆者の調査では卵期の死亡率や死亡要因の詳細な検討は行えなかったが, 熱帯地域では, 卵期の死亡率が90%以上になる場合が報告されている(COOK and PERFECT, 1989; KENMORE et al., 1984; WATANABE et al., 1992). COOK and PERFECT(1989)は, カタグロミドリメクラガメによるトビイロウンカ卵の捕食が, 卵期の最大の死亡要因だとしている. KUNO and DYCK(1980)によるとカタグロミドリメクラガメは, 数の反応はあるもののウンカ類の増殖率を減少させる効果は検出できなかった. 本種はタイワンツマグロヨコバイの卵よりトビイロウンカの卵を, またトビイロウンカの幼虫より卵を好むことが知られている(SIVA-PRAGASAM and ASMA, 1985; HEONG et al., 1990). またトビイロウンカ, セジロウンカ, ヒメトビウンカをそれぞれ餌として飼育した場合, トビイロウンカが増

第2-21表 捕食性天敵のピーク密度の比較

種名	DAT ^a	作期	密度	国名	出典
クモ類	45	2nd(Wet)	400/m ² ^b	Malaysia	和田ら(1992)
	90<	1st(Dry)&2nd	600-800/m ²	Malaysia	"
	80	Dry	30/hill	Philippines	KENMORE et al.(1984)
	100<	-	20/hill	Japan	久野(1968)
	100<	-	50-80/hill	Japan	本研究
カビ [°] アミ [°] ホ [°]	45	1st(Dry)	700/m ²	Malaysia	和田ら(1992)
	60	Dry	70/hill	Philippines	KENMORE et al.(1984)
	60	-	400/m ²	Japan	小林(1961)
	8月	-	1000/m ²	Japan	伴・桐谷(1980)
	100<	-	20/hill	Japan	本研究
カク [°] ロミ [°] トリ	80	1st(Dry)	80/m ²	Malaysia	和田ら(1992)
メカラ [°] メ	50	-	75/hill	Japan	寺本・横溝(1992)
	100<	-	30/hill	Japan	本研究

^a 移植後の日数.

^b 通常 1 m²=約20株, ただし和田ら(1992)の調査水田は直播.

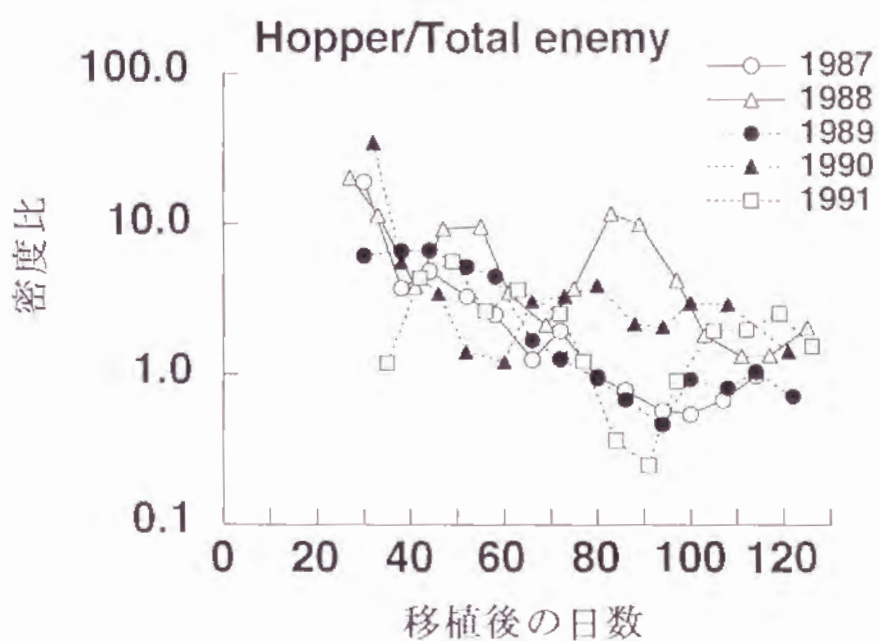
殖にもっとも好適であった(中須賀, 1977)。捕食者-被捕食者間の分布相関を調べた結果も、本種とトビイロウンカの w がもっとも大きくなった(第2-44図)。カタグロミドリメクラカメのわが国への飛来量は、イネウンカ類同様に九州西海岸でもっとも多くなる。寺本・横溝(1992)は長崎県において7月下旬に本種幼虫の密度が75頭/株に達することを報告している。

筆者の調査で得られた天敵類の密度は、熱帯における値にくらべて決して低い値ではないにもかかわらず、天敵密度増加にともなうイネウンカ類抑制効果が明瞭でなかった理由のとして、初期密度の低さが考えられた。WADA and NIK(1992)は、移植時期の異なる水田内のウンカ類と捕食性天敵類の密度比を調べ、移植時期が遅いほど密度比が小さく、1以下で推移したことを示している。第2-45図に筆者の調査結果からWADA and NIK(1992)と同様に推定したウンカ・ヨコバイ類/捕食性天敵密度比を示した。飛来侵入時期にはこの比が通常10以上になり、移植後80日(出穂期)以降から1以下に低下することはあるが、それまでは1~10の間を変動しており、WADA and NIK(1992)の結果とくらべて高い値を示した。

COOK and PERFECT(1985a)は、連続的に稲が栽培されている地帯では、イネウンカ類の初期の侵入量とその後の増殖との間に相関がないことを示し、天敵類の効果が高いためだとした。熱帯地域の非同期栽培地帯のように、他の圃場で発生した移動性の高い天敵類が、移植後まもない水田へ容易に侵入できるような状況が、イネウンカ類の増殖を抑える環境を形成しているものと思われた。

寄生性天敵では、トビイロウンカにおけるウンカシヘンチュウがもっとも高率で安定して寄生した。熱帯でもシヘンチュウの寄生は報告されているが、最高で30%程度(インドネシア, SAWADA et al., 1993)であり、マレーシア・ムダ地区では確認できなかった(和田, 1991)。CHOO(1989)および日鷹(1990)は、殺虫剤の散布を行わない水田でシヘンチュウの寄生率が高いことを報告している。筆者の調査水田も約30年無防除水田として利用しており、他の水田でも同様な寄生率が得られるとは限らないが、イネウンカ類の増殖率低下要因として重要である。

WATANABE et al.(1992)は、マレーシア・ムダ地区におけるおとり法を用いた調査から、卵期の捕食による死亡率は0~18%であったのに対して、卵寄生蜂の寄生率はトビイロウンカで最大68%、セジロウンカで最大69%に達したことを報告している。その他、熱帯における卵寄生蜂の寄生率は、3~63%(マレーシア・ムダ地区, CHANG, 1980)、20~42%(フィリピン, KENMORE et al., 1984)、0~32%(フィリピン, COOK and PERFECT, 1989)などが報告されている。さらに断片的ではあるが、80%以上の寄生率の報告もある(NISHIDA et al., 1976, MIURA et al., 1979; MIURA et al., 1981 など)。わが国においては、久野(1968)がトビイロウンカで12~25%、セジロウンカで16~58%の寄生率を得ており、筆者



第2-45図 イネウンカ・ヨコバイ類／捕食性天敵密度比の変化.

の結果もほぼ同様と見なされた。ÔTAKE(1967)は四国において80%以上の寄生率を報告している。このような卵寄生蜂寄生率の場所による違いには、寄生蜂の種構成、水田栽培環境などが影響すると思われる。沢田・スプロト(1991)は周年栽培地帯の卵寄生蜂の水田内の密度は、同期栽培地帯の10～50倍に達したことを報告している。卵寄生蜂の今後重要な種に関しての寄主範囲や移動分散の実態(ÔTAKE, 1970)などの知見を積み重ねる必要がある。

III イネウンカ類による水稻被害の解析

害虫の加害による作物の被害量の推定は、害虫管理技術を構築するための重要な基礎データである（巖・桐谷，1973）。加藤(1953)は被害解析を「害虫の摂食等により損傷を受けた作物の反応過程の動態を解析すること」と定義した。もちろんこの定義には反応の結果としての収量も含まれるが、そこにいたる反応過程を解析することの重要性を指摘したものとして意義がある。この定義の重要性は、巖・桐谷(1973)により強調されたが、わが国における継続的な研究の発展はほとんどみられず、ミカン園における害虫とミカン樹の生長を調べた大串(1991)らの先駆的な仕事の他に、那波(1988)によりツマグロヨコバイの吸汁加害による水稻の生理的变化が調査されている例と、川本(1987)やSUZUKI(1991)により大豆害虫の加害形態および加害時期と部位別乾物重の変化との関係が解析されているのみである。また動的被害許容水準の策定などに作物生育モデルの利用が不可欠とされている（中筋，1981）が、わが国では KAWAMOTO et al.(1986)により、大豆の生育モデルを用いた補償作用のモデル化が行われている例が唯一である。一方、海外では作物生育モデルと害虫動態モデルを組み合わせ、最適な害虫管理システムを構築する試みが1970年代からなされてきている（HUFFAKER, 1980 ; RABBINGE et al., 1989など）。

以下にわが国における長距離移動性イネウンカ類による水稻被害の状況と、被害解析研究の現状をまとめた。

トビイロウンカによる被害は、出穂以降に高密度に寄生している部分の水稻が、吸汁により枯死する「坪枯れ」が知られている。岸本(1965)は、「坪枯れ」の形成過程を、トビイロウンカの増殖および分布の形成過程とはじめて関連づけた。また岸本(1978)は要防除密度として、第1世代雌成虫密度20～30頭/100株を提案した。これは第3世代発生時期に水田内に坪枯れが発生するかどうかを基準としている。トビイロウンカによる坪枯れについては古くから知られているにもかかわらず、実際に稲株の枯死が起こる寄生密度に関しては、岸本(1965)の調査以外にはみられない。久野(1968)や岸本(1965)も示しているように、増殖世代のトビイロウンカの水田内の分布は集中分布であり、坪枯れの発生量は平均密度だけでなく分布様式を考慮する必要がある（巖・桐谷，1973）。

トビイロウンカによる水稻の被害は、坪枯れの発生を基準に考えられやすいが、枯死にいたらないまでも、トビイロウンカによる吸汁加害は水稻生育に影響を及ぼし、収量や品質の低下をまねく（平尾，1972）。また苜蓿・山口(1992)は8月以降のトビイロウンカ密度の累積値と収量との間に負の相関をみいだした。これらの結果は水稻の登熟過程と加害量との間の密接な関係を示唆している。

セジロウンカの加害は、水稻生育の幅広い時期に起こることが知られている（NODA, 1986b；野田, 1987ab；松村, 1992；那波, 1994など）。セジロウンカの雌成虫は水稻の葉鞘の内部に産卵するため、日本型品種では産卵部位付近の組織が黄褐色に変色し、一部が枯死する（寒川, 1991）。九州北部の普通期水稻では、分けつ初期から盛期が飛来侵入世代のピークになることが多く、雌成虫の産卵による加害が顕著に見られる。大量に産卵された場合には葉鞘全体に変色し、葉身も枯れてしまうことがあり、水稻の生育や収量に影響を与える可能性が考えられる。セジロウンカの増殖世代ピークになる7月下旬から8月下旬は、九州の普通期水稻はまだ出穂しておらず、本種はトビイロウンカが登熟期に引き起こす「坪枯れ」のような明確な被害をもたらさない。しかし、中国地方では本種の増殖世代の吸汁による加害が、収量低下（那波, 1992）や、褐変穂、黒点症状米の発生を引き起こす（野田, 1987a）ことが報告されている。また北陸地方では、出穂後のセジロウンカの吸汁による枯死が報告されている（松村, 1992）。以上の知見から、セジロウンカ的水稻に対する加害を考える場合には、加害形態および加害を受ける水稻の生育段階を考慮した試験が必要である。九州におけるセジロウンカの被害解析は糸賀・酒井(1953, 1954)、森・都外川(1953)が穂重型品種を用いて行っているが、これらの結果を、現在広く栽培されている穂数型品種や栽培体系に直接当てはめることはできない。そのため九州における現在の品種、栽培体系下におけるセジロウンカの被害解析が進められている（清田・奥原, 1990；井上・田中, 1991）。

イネウンカ類の被害解析を行ううえで、加害量の推定は重要な問題であるが、食葉性害虫の場合のように、葉を切除して加害量を模擬するといった人為的手法は、吸汁性害虫の場合にはまだ開発されていない。そのため水稻の生育ステージごとのウンカ類の加害量が、水稻の生育および収量に与える影響の評価は、食葉性害虫にくらべて進んでいない。またセジロウンカの飛来成虫による加害のように、加害時期から収穫期までに2、3か月の生育期間がある場合には、加害が生育や収量へ与える影響は気象条件や施肥条件により変動することが予想される。

近年作物モデルを利用した生育診断・生育予測技術が開発されつつあるが、これらの技術を水稻害虫の被害解析に応用するには、被害の程度を物質生産過程への影響として捉え、光合成量の重要な因子である葉面積や、その蓄積の結果である乾物重の変化を通して水稻の生育を調査する必要性が指摘されている（矢島, 1988）。しかし、これらの調査は多くの労力を必要とするとともに、調査した部分の植物体を抜き取るため、同じ個体の生育を追跡することが不可能になる。作物体から反射あるいは放射される電磁波を測定し、植物の生理、生態に関する情報を解析する、いわゆる光学的計測手法は、非破壊、非接触で作物の生育診断を

行う技術として有効であり、近年水稻への応用も試みられている(SIIBAYAMA and MUNAKATA, 1986 ; SIIBAYAMA and AKIYAMA, 1986ab ; YAMAMOTO and HONJO, 1993). さらにこの技術は、作物の生育診断を通して病害虫の被害程度を迅速に把握し、適切な害虫管理や肥培管理を進めるうえで有効な手段と考えられる。しかし、作物生育モデルとともに病害虫分野への導入に関するわが国での研究は緒についたばかりであり、基礎的データが若干得られているに過ぎない(秋山ら, 1987, 山本ら, 1991)。また近年、森林害虫による被害をリモートセンシング技術によりモニタリングする研究がいくつか進められている(AIERN, 1988 ; 鎌田, 1990 ; LECKIE et al., 1989 ; WILLEAMS et al., 1985)が、加害程度を量的に把握するには至っていない。

このような状況にもとづき、本章では、九州北部における普通期水稻を対象としたイネウンカ類による被害の解析として、偏穂数型品種であるレイホウを用いて行った結果をまとめた。トビイロウンカでは、1枚の水田内の第3世代成幼虫の分布集中度と坪枯れ発生面積との関係、および出穂期以降の累積加害量と穂および地上部の乾物重の推移を調査した。セジロウンカでは、まず九州北部における被害の実態を把握するために、放飼試験により飛来侵入世代および増殖世代の加害が水稻の生育および収量に与える影響を調査した。次にセジロウンカの飛来雌成虫の加害について、葉面積や乾物重の測定および分光反射率の測定により、初期被害の回復過程を追跡した。最後に幼虫の吸汁加害が水稻の生育に及ぼす影響を定量化するため、ポット植えした水稻を用いて調査した。

1. トビイロウンカによる被害の解析

1) トビイロウンカの水田内空間分布と枯死株の発生量との関係

II-3, 4で述べた水田内個体群動態調査(1987~1991年)と並行して、トビイロウンカによる枯死株の調査を行った。ここでは、トビイロウンカの平均密度および空間分布と、枯死株の分布について検討した結果について述べる。

方法

トビイロウンカの個体数調査方法はすでに述べた通りである。トビイロウンカの水田内の空間分布は、この調査によって選られたサンプルにもとづき、株を単位に解析した。久野(1968)は、トビイロウンカの増殖世代の空間分布が負の2項分布に適合し、同一年次の調査データでは負の2項分布の母数 k が安定しており、いわゆる”共通の k ”が存在することを示した。また飛来侵入世代の平均密度の対数と増殖世代の分布集中度 C_A の対数値には、負の直線関係があることを示している。 C_A は負の2項分布の母数 k の逆数で、分布集中度の指数として利用される(久野, 1968)。そこでまず調査日ごとの成虫、幼虫(3~5齢)別に密度

とCAを計算した。次にBLISS and OWEN(1958)の方法により年次ごとのCAの加重平均値CA（共通のkの逆数）を求めた。

9月下旬から10月下旬に2, 3回, 調査区内の全株の枯死状況を調べ, 分布図を作成した。トビイロウンカに加害された稲株は下葉から枯れ上がる。そのため実際には加害密度に応じて異なる被害状態の稲株が存在するが, ここでは繁雑さを避けるため, 止葉まで完全に枯れた株を枯死株とした。

結果

幼虫, 成虫および成幼虫について共通のCAを計算した結果を第3-1表に示した。久野(1968)は飛来侵入世代の平均密度P0の対数値とその年の増殖世代の共通のCAの対数値との間に負の直線関係があることを示した。そこで成幼虫を対象に各年のlogP0とlogCAとの関係を第3-1図に示した。この図には久野(1968)のTable11および17にもとづいて, 1961~1968年の値についてもあわせて示した。両者の間には直線関係がみられ, すべての点をあわせて計算した回帰式は,

$$\log CA = -0.694 - 0.438 \log P_0 \quad (r=0.910, p<0.01) \quad - (1)$$

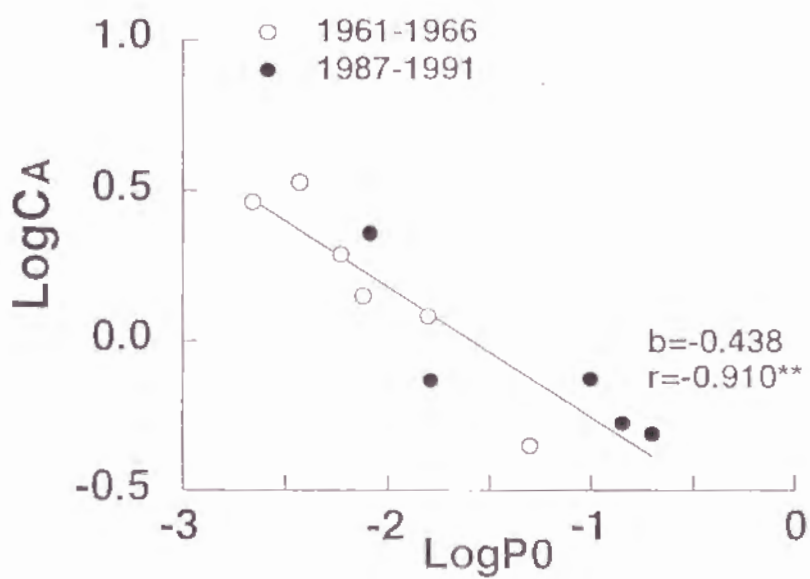
となった。

第3-2図に調査水田内の最終的な枯死株の分布を示した。1987年は枯死株は発生しなかったので, 図を省いた。枯死株の分布は年により変化し, 水田内の特定の場所が枯れやすいといった傾向はみられなかった。全体の2%程度の株が枯死した年(1989, 1991年)は, 10~50株の単位でパッチ状に枯死株が分布し, いわゆる坪枯れ状態となった。このとき1~2株を単位として枯れる部分はほとんどなかった。10%以上が枯死した年(1988, 1990年)は, 大きなパッチは150~400株のまとまりとなったが, その他に10~50株程度のパッチや1~2株のまとまりの枯死株も多数存在した。岸本(1965), 久野(1968)および平尾(1972)の結果にみられるような, 水田内の中央部に大規模な坪枯れ部分が発生することはなかった。調査圃場の両側は, 他の試験目的のため防除が行われており, トビイロウンカが周囲から侵入することにより, このような枯死株分布ができたとは考えられなかった。

第3-3図にトビイロウンカの第3世代平均密度(成虫, および3~5齢幼虫合計値, 以下P3)と枯死株率(坪枯れ面積率)との関係を示した。この図には筆者らが調査を行ったと同じ水田において, 1961年10月に出現したトビイロウンカ第4世代の平均密度と, それにより引き起こされた枯死株の出現率との関係を, 久野(1968)のFig.10および20から読み取って示した。P3が対数で1~2の範囲ではP3の増加に対して枯死株率の増加はゆるやかであるが, P3が対数で2以上になると枯死株率は急速に増加し, ばらつきも大きくなり, 両者の間に単純な直線的関係はみられなかった。この理由のひとつとして, トビイロウンカの分布集中度が年

第3 1表 トビイロウンカ成幼虫増殖世代の共通のCA

発育ステージ	年次	CA±SE	χ^2	自由度
幼虫	1987	0.632±0.060	8.75	8
	1988	0.889±0.071	7.50	11
	1989	2.536±0.370	10.15	12
	1990	0.516±0.050	12.98	8
	1991	0.893±0.076	5.60	11
成虫	1987	0.556±0.091	10.93	8
	1988	0.414±0.050	10.64	8
	1989	2.385±0.324	9.77	10
	1990	0.456±0.046	13.65	10
	1991	0.586±0.078	4.17	9
幼虫 + 成虫	1987	0.529±0.057	10.69	8
	1988	0.735±0.067	10.49	11
	1989	2.284±0.368	12.53	12
	1990	0.487±0.046	15.20	9
	1991	0.742±0.061	5.36	11

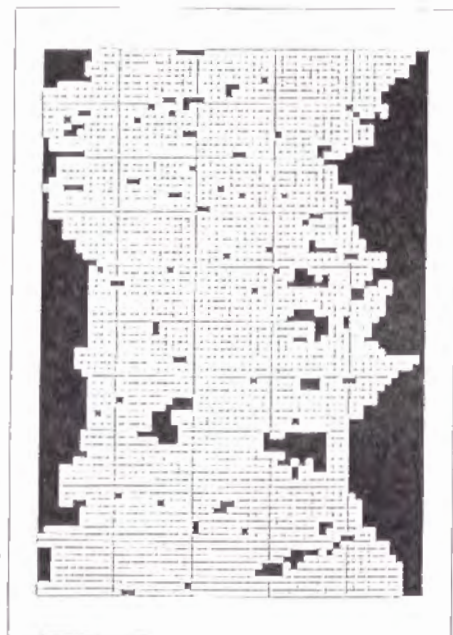


第3-1図 飛来侵入世代の平均密度(P0)と共通のCAとの関係。
 ○ : 1961-1966 (久野, 1968, Table 11および17) ,
 ● : 1987-1991.

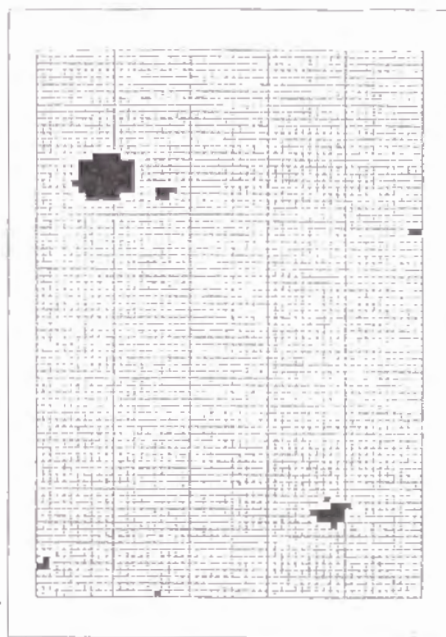
1988



1990



1989



1991



第3-2図 個体数変動調査水田における収穫期（10月下旬）の
枯死株の分布
黒ぬきの枠は完全に枯死した株を示す。

により変動するため、P3が同程度でも枯死株を引き起こす密度以上に達した株の割合が異なることが考えられた。

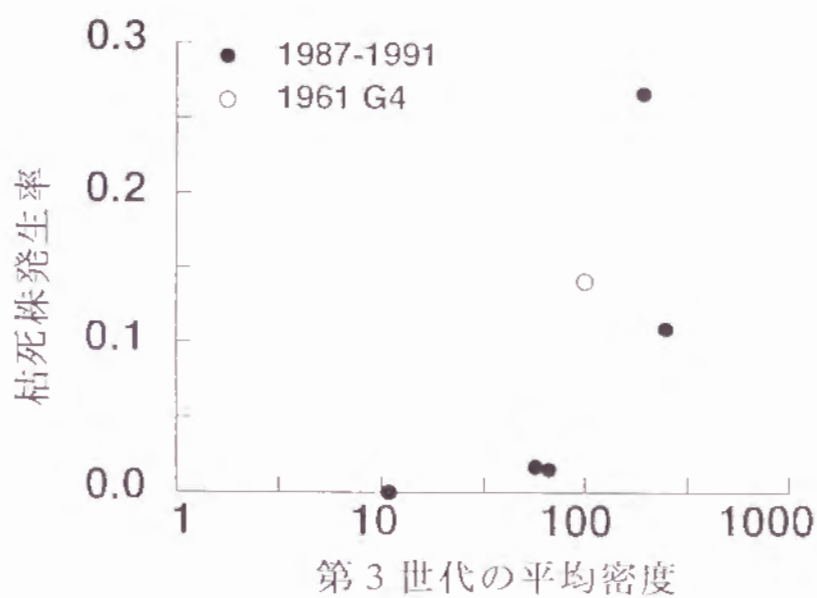
そこで各年に枯死株を引き起こした最低密度(Ph)を以下のようにして計算した。各年のトビイロウンカの分布集中度は共通の CA として求められているので、この値から負の2項分布の母数 k を求める。 k および $P3$ を用いて、 x 頭のトビイロウンカが寄生している株の確率 $P(x)$ を $x = 0$ から順次計算する。 $1 - \sum P(x)$ がその年の枯死株率を越えた時点の x を Ph とする。この方法により算出した Ph は、200～500頭/株の範囲となった(第3-2表)。

考察

岸本(1965)は、水田内におけるトビイロウンカの個体数変動を調査した際に、坪枯れ部と非発生部にわけて密度を求めている。これによると坪枯れ部の4、5齢幼虫および成虫の合計密度は、ピーク時に200～300頭/株程度であった。枯死にいたる寄生密度は、水稻の品種、トビイロウンカの寄生時期、気象条件等で変化することが予想される。実際に筆者らが算出した Ph は、200～500頭/株と大きく変化した。またこの Ph は坪枯れ部の平均密度であり、岸本(1965)の結果と直接比較はできないが、出穂期以降に水稻を枯死させるトビイロウンカ成幼虫の密度は200頭/株以上と考えられた。

先にも述べたように、トビイロウンカの分布集中度が年により変動するため、他の環境条件が一定でも $P3$ だけでは枯死株の発生量は推定できない。第3-1図に示されたように、トビイロウンカの飛来侵入世代密度($P0$)は、広い範囲で共通の CA との間に両対数で直線関係が認められた。そこで第3世代に水稻を枯死させる密度 Ph を200頭/株とし、 $P0$ および $P3$ を変化させた場合の、枯死株発生率(坪枯れ面積率、 Hb)を計算した。手順は Ph の計算と同様に、まず $P0$ と(1)式から負の2項分布の母数 k を求める。 k および $P3$ を用いて、 x 頭のトビイロウンカが寄生している株の確率 $P(x)$ を、 $x = 0$ から $x = 200$ まで順次計算すると $1 - \sum P(x)$ が Hb となる。第3-4図aに $P0 = 0.01 \sim 0.50$ の間の Hb の推移を示した。

トビイロウンカの飛来侵入量の年次変動は、近年非常に大きくなっている(II-2)。またわが国におけるトビイロウンカの飛来侵入量は、九州西岸から東へ進むにつれて急速に減少する傾向が一般的である(KISIMOTO, 1979)。このことと第3-4図aを合わせると、トビイロウンカの密度と枯死株の発生の間には以下のような関係が読み取れる。 $P0$ が低い年あるいは地域では、 $P3$ が低くても枯死株が出現しやすく、その分布はパッチ状のいわゆる坪枯れになる。 $P0$ が高い場合、 $P3$ が低い間は枯死株は現れにくい、 $P3$ が高くなると枯死株は急激に増加し、全面枯れ、いわゆるhopperburnの状態になりやすい。水稻における被害許容水準として、通常3.5～5%が用いられる。いま仮に枯死部の収量を0、それ以外の部分では1



第3-3図 トビイロウンカ第3世代の平均密度(P3)と水田内枯死株率の関係. 1961 G4 : 久野(1968), Fig. 10および20から読み取った.

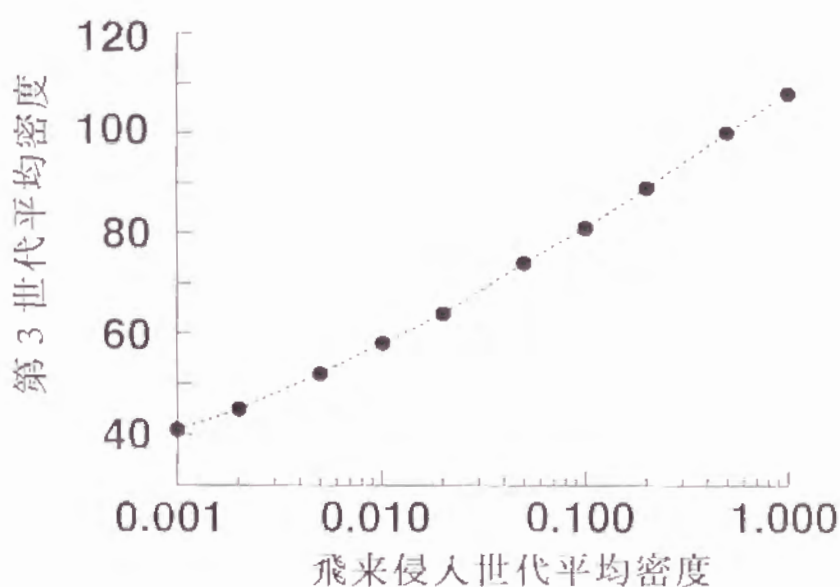
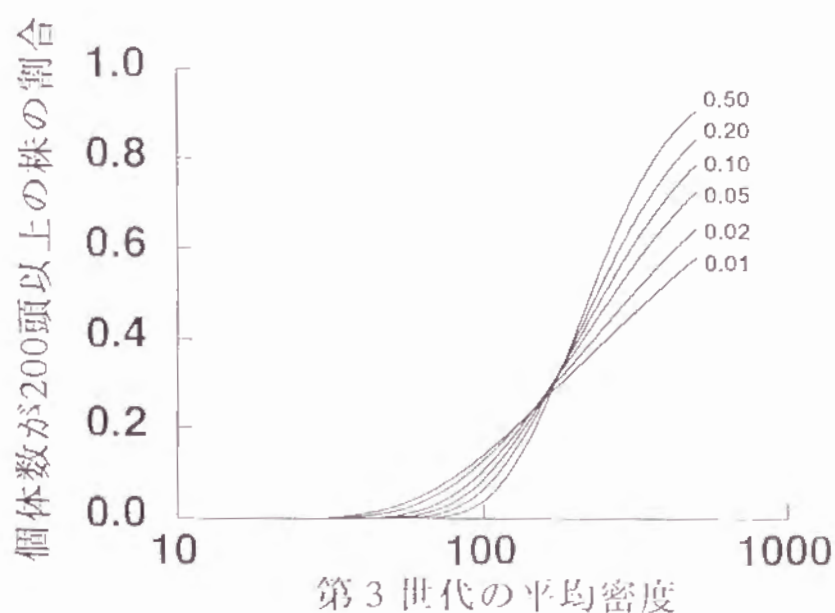
第3-2表 第3世代の成幼虫平均密度，坪枯れ面積および
 水稻枯死を引き起こした最低密度

年次	P3 ^a	枯死株%	最低密度 ^b
1987	10.9	0.0	-
1988	249.3	10.9	516
1989	56.7	1.7	347
1990	192.9	26.6	252
1991	66.2	1.5	245
<hr/>			
1961 ^c	100.0	14.1	218

a 第3世代の平均密度(P3).

b P3 および負の2項分布のパラメータ k を用いて計算した，
 枯死株を引き起こす株当り最低密度（第3世代の平均）.

c 久野(1968)から読み取った.



第3-4図 上：トビイロウンカの株単位の分布が負の二項分布に従う場合の第3世代成幼虫平均密度(P3)と生息個体数が200頭以上になる株の割合。図中の数字は飛来侵入世代の平均密度。
 下：飛来侵入世代密度が変化した場合に5%枯死株が出現する第3世代の平均密度。

とし、枯死株（＝第3世代トビイロウンカ密度200頭以上の株）が、5%出現するP3の値をP0に対してプロットすると(第3-4図b)，P0が低いほど被害許容水準を越えるP3も低くなることが明らかである。川本(1987)は大豆害虫の分布集中度と被害許容水準との関係を考察し、葉あるいは子実を食害する害虫では、空間分布の集中度が高い種ほど被害許容水準が低く設定されやすいことを示した。トビイロウンカでは、P0に依存して増殖世代の分布集中度が高くなるため(第3-1図)，同一種でも飛来侵入密度により被害許容水準の設定が変化することが示された。

2) 出穂後の加害量と乾物増加量との関係

出穂後、稲はすでに構造物としての大きさは変化せず、光合成による同化産物は呼吸に使われる以外は、穂あるいは茎などに蓄積される。この時期のトビイロウンカの加害による収量変化の要因としては、1) 同化産物の植物体外への排出、2) 同化産物の穂への移行の阻害、3) 光合成能力の低下、4) 呼吸量の増加などが考えられる。ここではトビイロウンカの吸汁加害が水稻の穀実生産に及ぼす影響を、水田への放飼試験により解析した。

方法

試験は1989および1990年に行った。水稻品種として1989年は黄金晴とレイホウを、1990年はレイホウを用いた。1区4m×5m=20m²として各品種4区を設定した。各区の被害程度を変えるため、トビイロウンカの第1世代を想定し、8月上旬に室内飼育したトビイロウンカの蔵卵雌成虫を、各区にそれぞれ0, 0.1, 0.25, 0.5頭/株放飼した。以後、それぞれの区をA, B, C, D区と呼ぶ。出穂直後から1989年は2週間おきに、1990年は3週間おきに各区10株を抜き取り、穂とその他の部分に分けた後、80℃で48時間以上乾燥し乾物重を測定した。穂に蓄積した穀実重は、1粒穀重に粒数をかけた値を穂重から引くことにより求めた。0頭放飼区（以下、無放飼区）の一部に出穂直後から、黒色寒冷紗製の網を被せることにより遮光処理を行った。この内部の稲株についても、同様に乾物調査を行った。10月中旬に各区から20株を刈取り、常法にしたがって収量調査を行った。トビイロウンカの密度は、2週間おきに粘着板による払い落とし法(NAGATA and MASUDA, 1978)により調査した。

結果および考察

各区のトビイロウンカ個体数の変動は、必ずしも放飼密度に応じて変化しなかったが、第3-5図に示すように密度レベルの異なる区を得ることができた。1990年には9月末にC, D区で坪枯れが生じた。各区の地上部乾物重および穀実重は、トビイロウンカの密度の高低に応じて、減少する傾向がみられた(第3-6図)。

この関係を明瞭にするために、各区の収量（精玄米重，g/m²），日当り乾物増加量（g/m²/day, crop growth rate 以下CGR）とトビイロウンカの加害量との関

係を求めた。CGRは出穂直後から、10月上旬までの乾物増加量を基に計算した。加害量の指標としては、いわゆる積算密度＝密度×日数を用いた（川本，1987，菖蒲・山口，1992）。積算密度は成虫および3～5齢幼虫密度（第3-5図）の、密度推移折れ線グラフの下面積を計算して用いた。収量は積算密度に応じて直線的に減少した（第3-7図）。CGRも収量と同様に直線的に減少したが、積算密度による穀実CGRの減少は、地上部CGRにくらべて緩やかであった。つまりトビイロウンカの吸汁による地上部乾物重の減少が、そのまま穀実重の変化に影響しているわけではなかった。水稻は通常出穂前に移行可能な同化産物を茎葉に蓄積しており、出穂後それを穂へ移行させることにより穀実重の一部としている。トビイロウンカの吸汁により、地上部CGRが減少した場合でも、蓄積された同化産物が存在する間は、穂への移行が阻害されず、穀実CGRに影響しないのではないかと考えられた。

TAKAMI et al.(1990)は、水ストレスが登熟期における穀実重および乾物重増加速度にあたえる影響を簡単な乾物収支モデルで説明した。以下にそのモデルをTAKAMI et al.(1990)に従って簡単に説明する。このモデルは、あるストレスが穀実の成長や同化産物の移行に影響を与えない場合、どのようなストレスでも成り立つ。水稻の乾物重の変化の概要を第3-8図に示した。出穂後、茎や葉の大きさは変化しないので、登熟期間中の乾物重の増加量 ΔW （g/株、以下同じ）は穀実の増加量となる。また出穂前に茎や葉へ蓄積されていた同化産物も穂へ移行するので、穂以外の部分の乾物重は ΔS だけ減少することになる。よって穀実の増加量 ΔG は

$$\Delta G = \Delta W + \Delta S$$

と表せる。

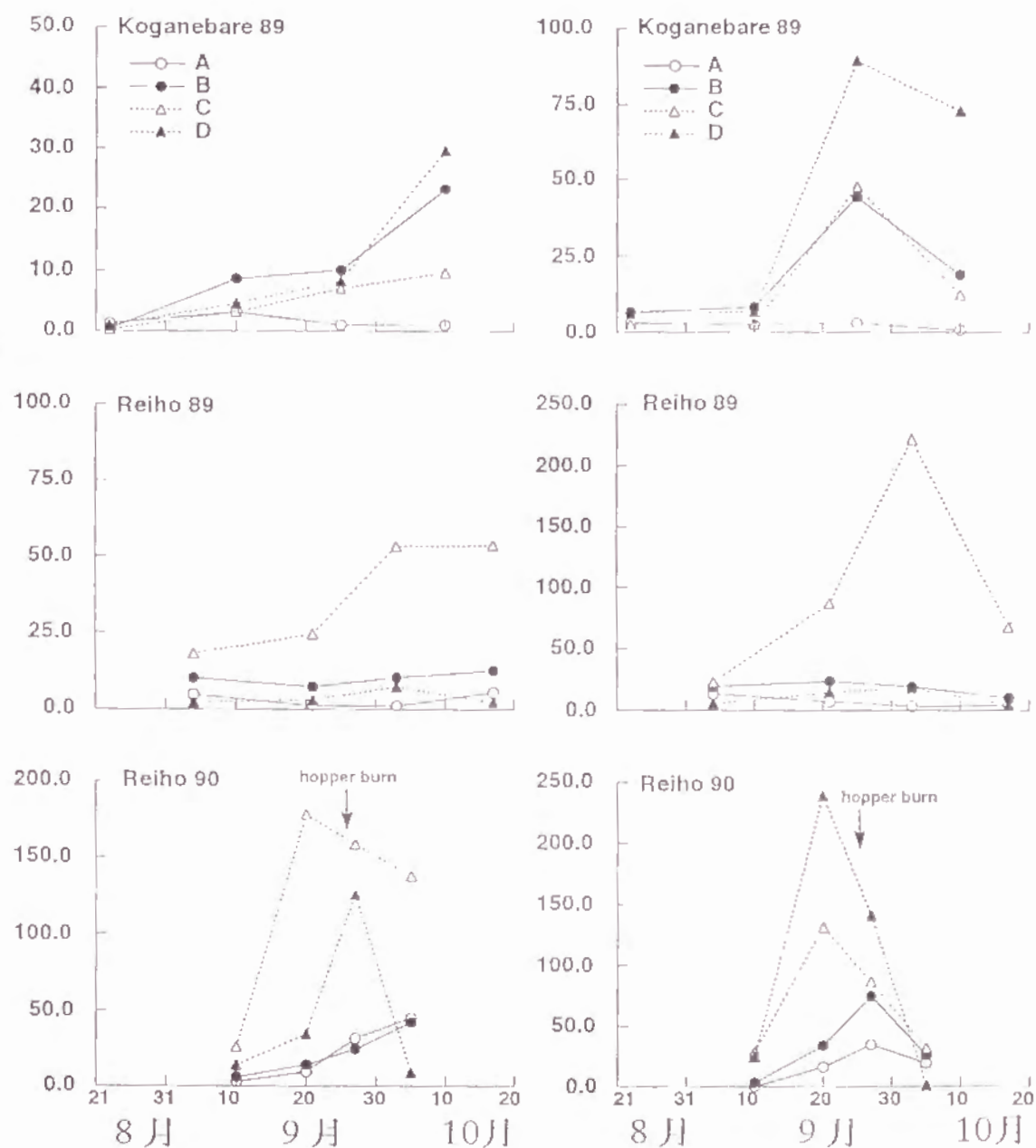
第3-9図に ΔW と ΔG との関係を示した。まず第1の仮定として ΔG には上限があるとする。この上限値を G_p とすると、 ΔW が G_p を上回ったとき ΔG は G_p に等しくなり、それ以上の増加分は ΔS として茎や葉へ蓄積される。なんらかの原因で ΔW が減少すると G_p を下回るが、ここで2番目の仮定として、 ΔW が G_p を下回ったときは茎や葉の蓄積同化産物が G_p に見合う分だけ穂に転流するとする。しかし蓄積同化産物にも上限があるので、それを T_p と表わすと、 $\Delta W \geq G_p - T_p$ のとき

$$\Delta G = G_p \quad (1)$$

となる。

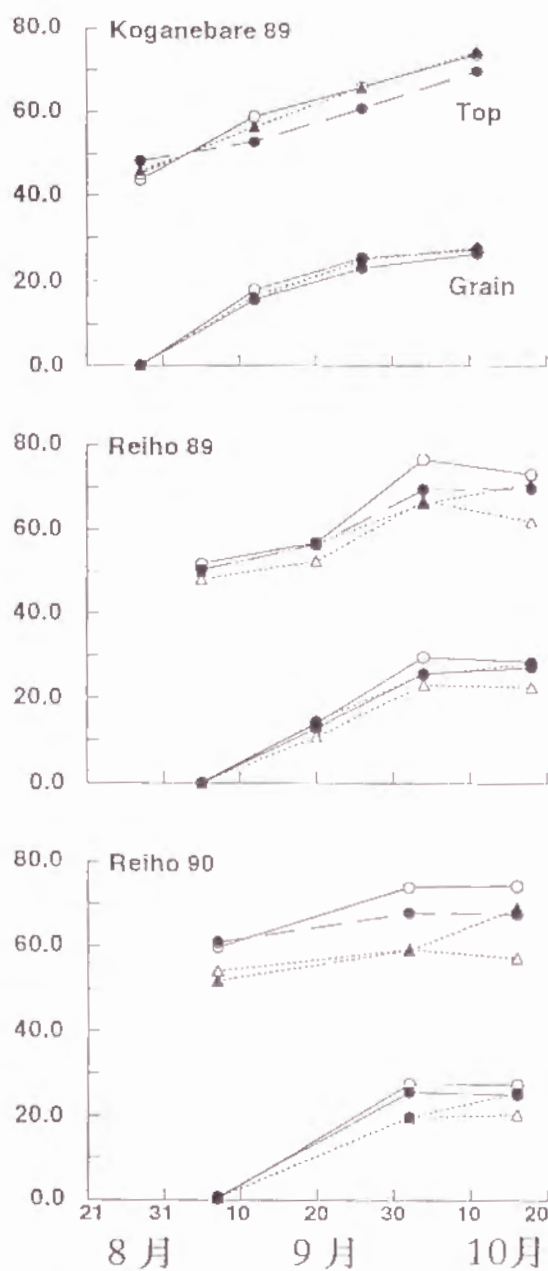
ΔW がそれ以上小さくなると ΔG は G_p を下回る。このとき蓄積同化産物は常に最大可能量 T_p が穂へ移行すると仮定すると、 $\Delta W < G_p - T_p$ では

$$\Delta G = T_p + \Delta W \quad (2)$$

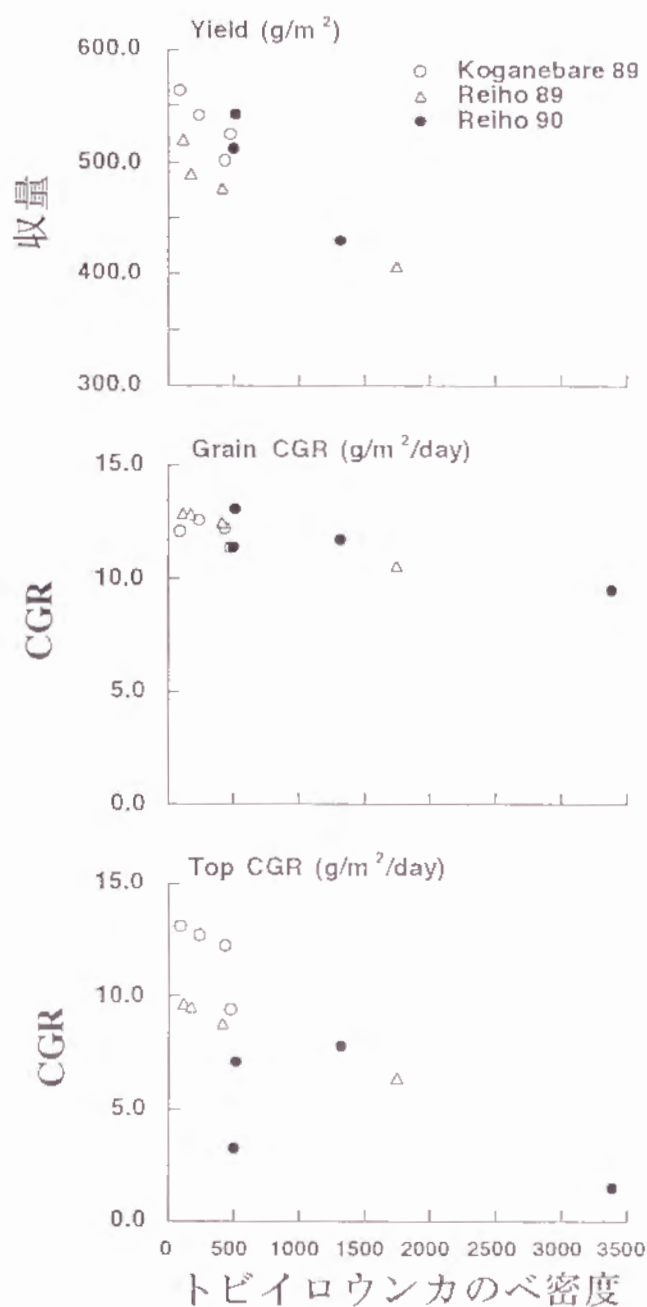


第3-5図 各区におけるトビイロウンカの密度推移。
左：成虫および3～5齢幼虫， 右：若齢幼虫。

穂および地上部乾物重



第3-6図 各区における水稻の地上部総乾物重(Top)および乾物増加重
および穂の乾物重(Grain)の推移。



第3-7図 出穂期以降のトビイロウンカのべ密度(incidence, 横軸)と
 上：収量, 中：穂重の日当り増加量, および
 下：地上部の日当り増加量との関係。

という関係が導ける。この状態は ΔW が $-T_p$ に等しくなるまで続く。

以上のように出穂後の乾物生産が何かの要因で変化した場合、その要因が同化産物の穂への移行のプロセスをさまたげない限り、穀実重の増加は(1)および(2)という非常に単純な関係で表わすことができる。TAKAMI et al.(1990)は水ストレスを与えて ΔW を変化させた場合に、この関係がみられることを示した。小葉田・森脇(1990)は間引きと遮光により、光条件を変化させたときも、この関係が成り立つことを報告している。

さて最大収量 G_p や蓄積同化産物量 T_p の値は品種や栽培条件によって異なる。そこで上記の関係を一般化するために縦軸 Y と横軸 X に以下のような関係の座標軸を導入する(TAKAMI et al., 1990)。

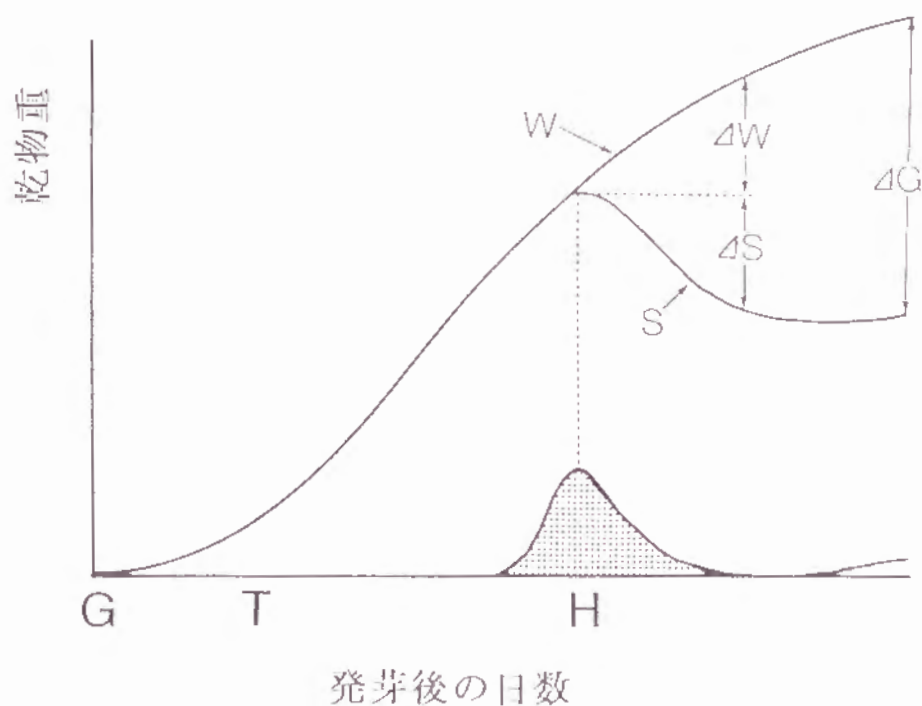
$$X = \Delta W / (G_p - T_p) \quad (3)$$

$$Y = (\Delta G - T_p) / (G_p - T_p) \quad (4)$$

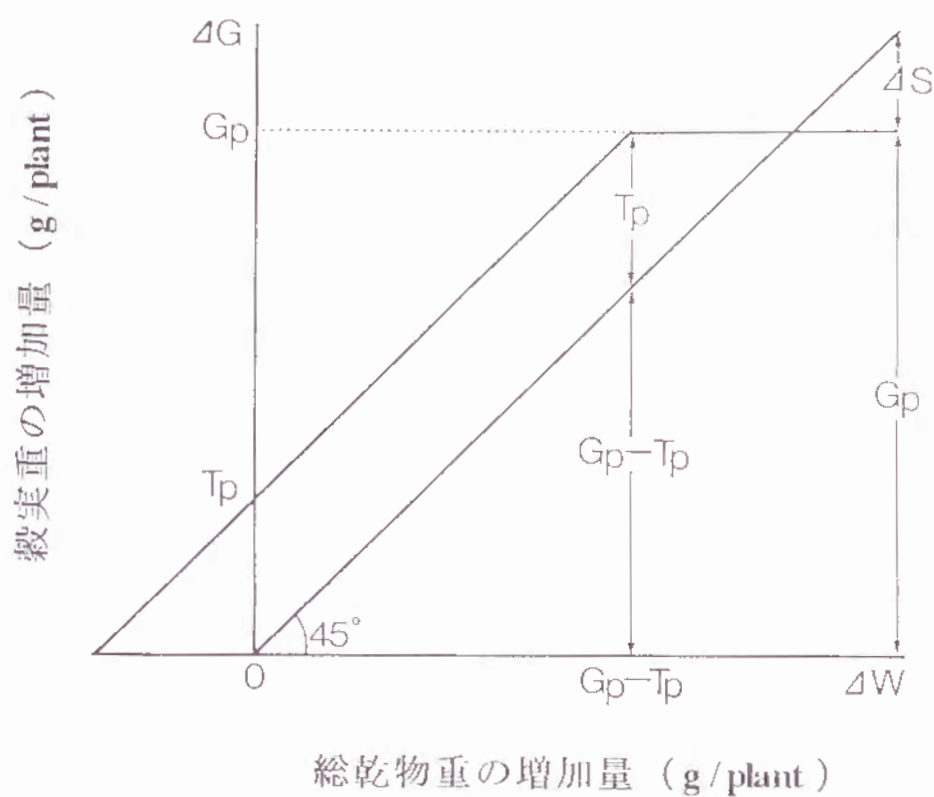
これにより先ほどの関係は $X = 1.0$ を境界に $Y = X$ および $Y = 1.0$ となる。このようにノーマライズされた関係を用いることにより、異なった条件における実験結果を統一的に評価することができる(TAKAMI et al., 1990)。

トビイロウンカの加害が同化産物の排出や光合成能力の減少としてだけ影響する場合には、同じ様な関係が得られることが期待されるが、もし同化産物の穂への移行を阻害する場合は、モデルの予測から外れることになる(TAKAMI et al., 1990)。第3-6図の結果から、モデルへの適合性を調べるため、各区における各測定期間の ΔW 、 ΔG 、 G_p 、および T_p を計算した。 G_p は各区の1粒重の内、最大値を示した区の値を粒数に乗じて求めた。 T_p は $G_p > \Delta G$ となった区の $(\Delta W - \Delta G)$ の平均値を用いた。(3)および(4)式を用いてノーマライズした値を、年次、品種を込みにして第3-10図に示した。ここには遮光によって乾物生産を変化させた区の結果も同時に示した。ばらつきは大きいですが、 X ・ Y の関係はおおむねモデルの予測直線に適合していると考えられた。トビイロウンカによる吸汁加害が、特に激しかった区では、プロットが $Y = X$ より下に位置することが多かったが、極端なずれとはみなされなかった。

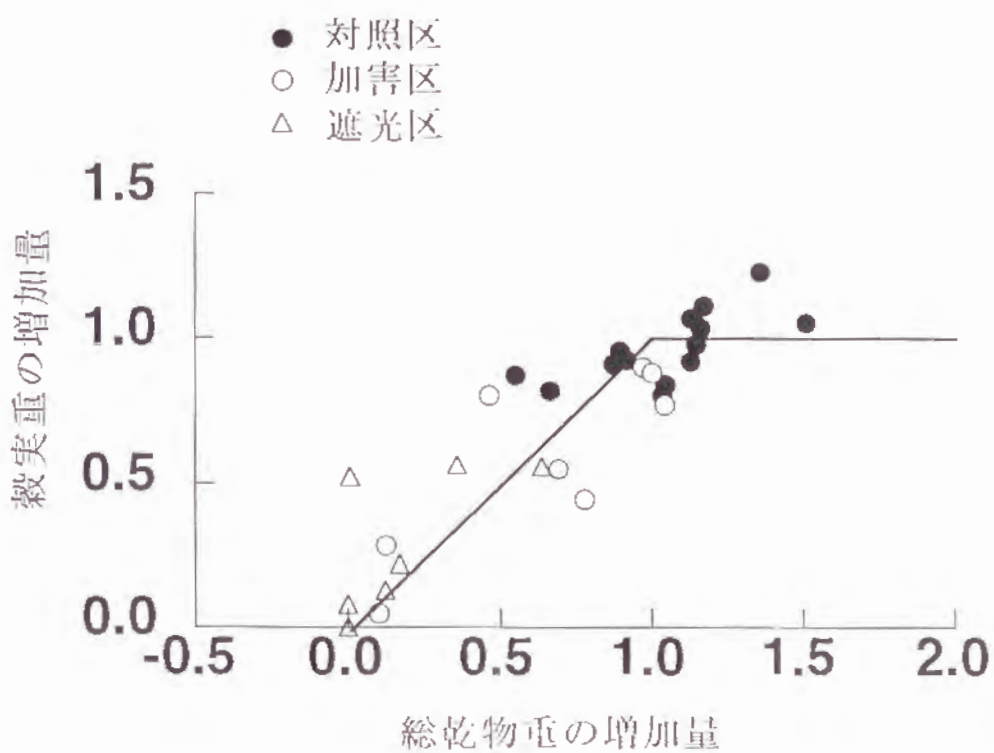
那波(1988)はツマグロヨコバイを穂軸に放飼した場合、同化産物の穂への移行が阻害されることを報告している。またKENMORE(1980)は、幼植物に ^{14}C を用いた実験から、葉鞘部をトビイロウンカに加害された水稻では、その葉身部における同化産物の移行が阻害されることを示した。筆者の水田における調査では、明らかな移行阻害は認められなかった。これは加害部位に移行阻害が起こったとしても、トビイロウンカの生息部位は、水面近くの株元に限定しており(久野, 1968)、ツマグロヨコバイと異なり直接穂の付近を加害することはなく、1株あるいは群落を単位としてみた場合、穂への同化産物の移行があらわれにくいので



第3-8図 水稻の発芽後の乾物増加の模式図 (TAKAMI et al.(1990)を参考にした)。G：発芽，T：移植，H：出穂，W：総乾物重， ΔW ：出穂後の増加量，S：穂以外の部分の乾物重， ΔS ：出穂後の減少量， ΔG ：穂重の増加量。



第3-9図 出穂後の乾物増加量 (ΔW) と穂重の増加量 (ΔG) の関係. TAKAMI et al.(1990)を参考にした). 記号は本文参考.



第3-10図 TAKAMI et al.(1990)にもとづきノーマライズされた $\Delta W (= \Delta X)$ と $\Delta G (= \Delta Y)$ の関係.

はないかと思われた。

2. セジロウンカによる被害の解析

1) 放飼試験による九州北部における被害実態の把握

前述したようにセジロウンカの水稲に対する加害を考える場合には、加害を受ける水稲の生育段階を考慮した試験が必要である。また雌成虫の産卵による葉鞘変色と成幼虫の吸汁加害を分けて解析する必要がある。ここでは九州北部の普通期水稲における、セジロウンカの被害実態を把握する目的で、時期を変えた放飼試験を行い、飛来侵入世代および増殖世代の加害が水稲の生育および収量に与える影響を調査した。

方法

試験は1988年に水稲品種レイホウを用いて行った。栽培条件は増殖世代の動態(Ⅱ-4)に述べた通りであるが、ウンカ類以外の病害虫については、コブノメイガに対してカルタップ(cartap)粒剤(3 kg/10 a)を8月下旬に、カルタップ水溶剤(1000倍液)を9月上旬に散布したほか、紋枯病に対してバリダシン(validamycin A)粉剤(3 kg/10 a)を散布することにより防除を行った。

セジロウンカの加害時期と加害方法

各区の放飼密度、放飼期間および防除の有無を第3-3表に示した。1区の大きさを4条7株とした。各区を寒冷紗(遮光率22%)を用いた幅1.2m、長さ1.4m、高さ0.9mの網で覆った。この中に稲芽だし苗で累代飼育したセジロウンカの長翅型産卵雌成虫を株当たり0、5、10頭放飼した。雄成虫は雌成虫と同数を放飼した。九州北部ではセジロウンカの飛来のピーク時期は、6月下旬から7月上旬である(Ⅱ-3および寒川・渡邊, 1989)。そこで飛来侵入世代の加害を想定して7月6~16日に、第1世代の加害を想定して7月24~8月3日に放飼期間を設定した。以後それぞれ7月上旬放飼区および7月下旬放飼区と称する。寒冷紗による遮光が水稲の生育に及ぼす影響を除くため、放飼期間中は放飼を行わない区も寒冷紗で覆った。本試験では雌成虫の産卵による葉鞘変色および幼虫の吸汁が水稲生育や収量に及ぼす影響をそれぞれ区別して解析するため、加害期間終了後は寒冷紗を取り払い、ブプロフェジン(buprofezin)水和剤(1000倍液)を用いて、孵化してくる次世代以降の発生を抑えた区(防除区)と、防除を行わない区(無防除区)を設けた。また調査期間中、寒冷紗の覆いや防除を行わず自然発生に任せた区も設けた。反復は株当たり10頭放飼区が2回、後はすべて4回とした。すべての区は8月20日にブプロフェジン水和剤を散布し、以後のイネウンカ類の発生を抑えた。

水稲の生育および収量調査

各区から5株を抽出し、生育期間中に草丈および莖数を数回測定した。レイホ

第3-3表 各区の放飼密度、放飼期間および防除の有無

区	放飼密度と放飼期間		防除日 ^{a)}	
	7月6-16日	7月24日-8月3日	7月18日	8月11日
A	5	0	Yes	No
B	5	0	No	No
C	0	5	No	Yes
D	0	5	No	No
E	10	0	Yes	No
F	10	0	No	No
G	0	10	No	Yes
H	0	10	No	No
I	0	0	Yes	Yes
J ^{b)}	0	0	No	No

a buprofezin 1,000倍液を散布

b 自然発生区

ウは9月初めが出穂期なので、その期間中は各株ごとの出穂日を調べた。10月下旬に各区8～10株を抜取り、穂数、籾数、登熟歩合、玄米千粒重、精玄米重について常法に従って調査した。

セジロウンカ密度調査

放飼終了後から粘着板を用いた払い落とし法(NAGATA and MASUDA, 1978)により7～10日間隔で各区5株について調べた。

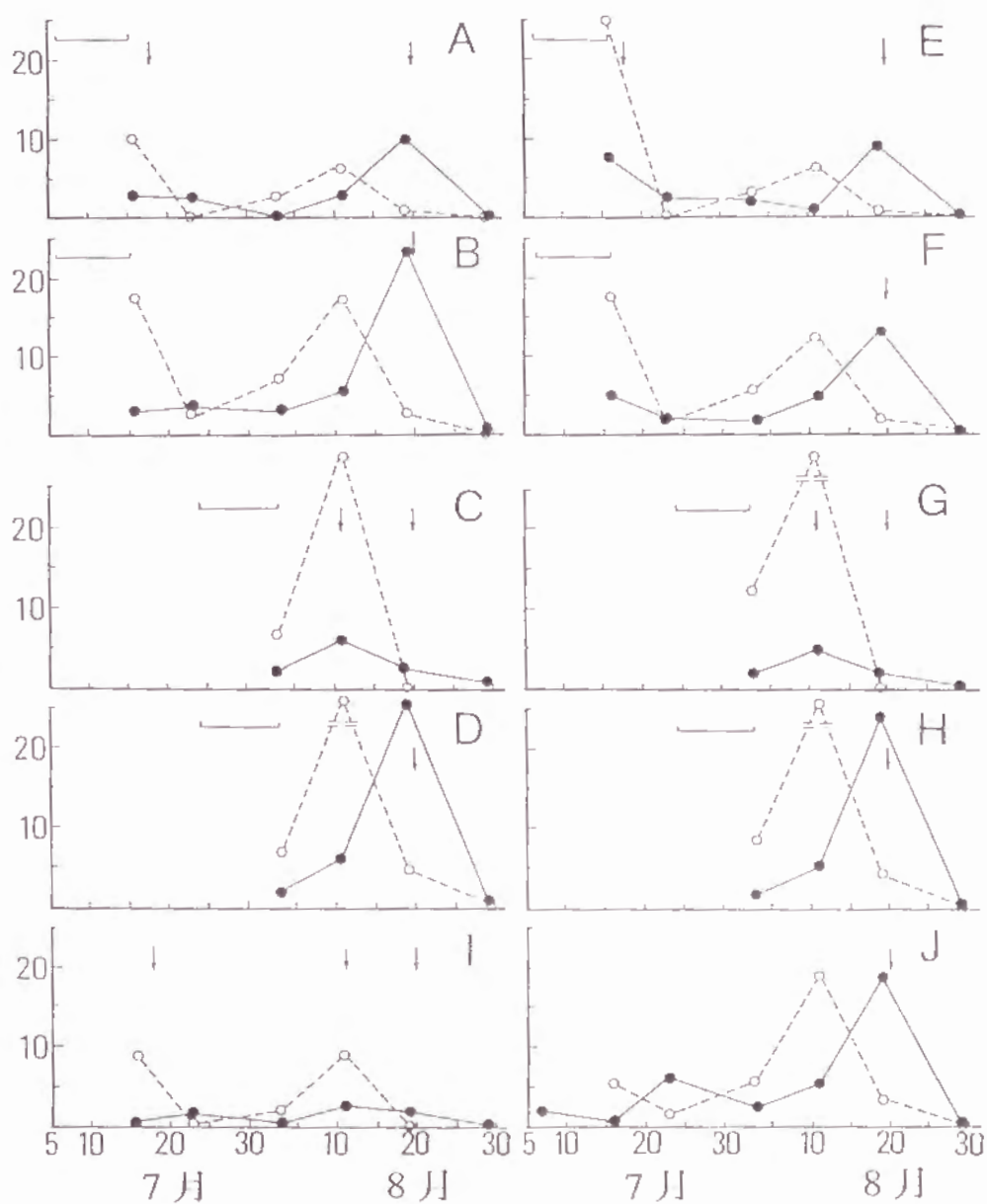
結果

セジロウンカ密度の推移

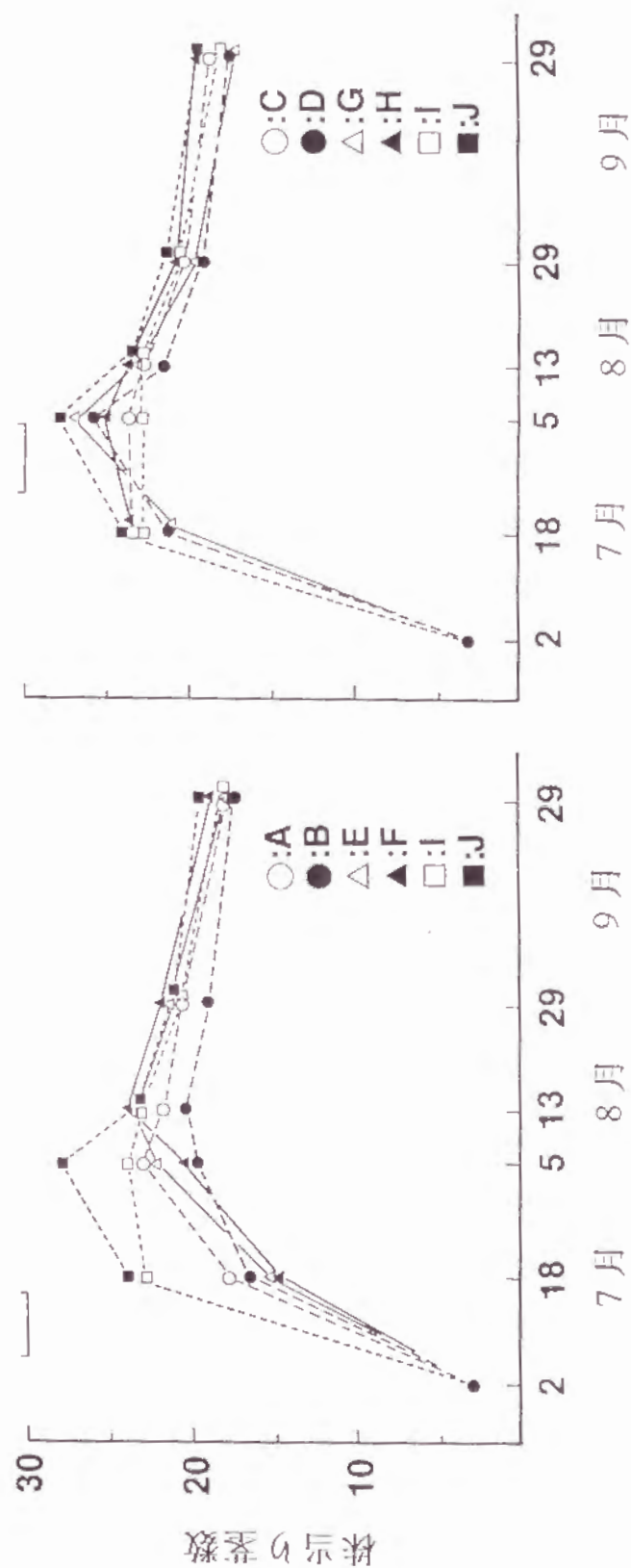
第3-11図に払い落とし法による各区の密度推移を示した。自然発生区では6月23～30日にかけてセジロウンカの飛来侵入があったが、飛来期間の雌成虫の平均密度は見取り法による別の調査から約0.6頭/株であり、1980年代では飛来侵入量は比較的少ない年であった。自然発生区における第1、2世代幼虫の発生ピークはそれぞれ7月中旬および8月上旬であった。無放飼防除区(1)では6月の飛来個体の侵入によりセジロウンカが発生したが、防除により低密度で推移した。放飼区(A～H)の発生ピークもほぼ自然発生と同様であった。7月上旬放飼の無防除区(B, F)では、10頭区(F)にくらべて5頭区(B)の第2世代の発生量が多く放飼密度と逆の関係になった。防除区では5頭区(A), 10頭区(E)ともほぼ同様な密度推移を示した。7月下旬放飼区では放飼終了から1週間後に防除を行ったため、若齢幼虫を主体とする放飼後次世代幼虫が、どの区も同程度発生したが、8月11日の防除により防除区(C, G)の幼虫密度は減少し、その後の成虫密度も他の区にくらべて低くなった。

生育調査

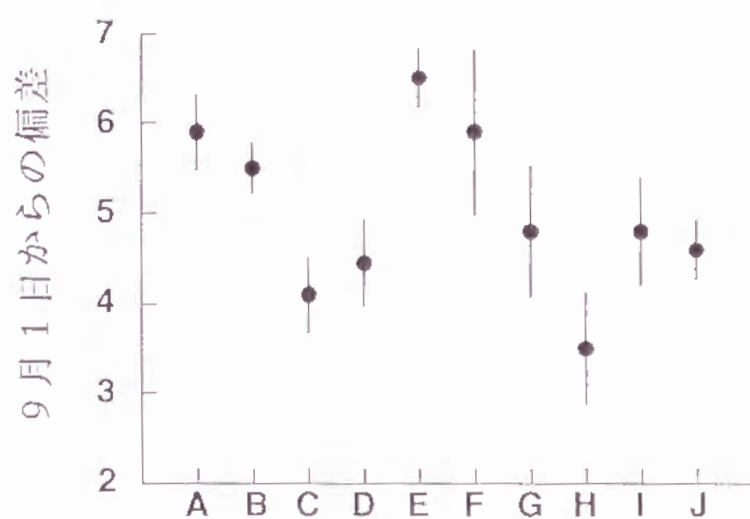
各区の1株莖数の変化を第3-12図に示した。7月上旬放飼区では放飼期間終了直後の7月18日に、すでに0, 5, 10頭区の順に莖数が少なくなった。各処理区の反復を込みにした一元配置の分散分析を行ったところ、莖数に区間の有意差($F=3.72$, $p<0.05$)が認められ、SCHIFFEの方法による多重比較の結果、無放飼区とその他の放飼区の間には有意差が認められた($p<0.01$)。この差は放飼した雌成虫の産卵により、葉鞘の褐変が引き起こされたことが原因で生じたと思われた。この影響は8月上旬まで続き、7月上旬に放飼した区(A, B, E, F)では最高分げつ期が遅れ、無効分げつが少なくなった。7月18日の調査では10頭区は5頭区にくらべて莖数が少なかった。逆に8月13日の調査では10頭区の莖数が5頭区より多い傾向がみられたが、有意差はなかった。防除区(A, E)と無防除区(B, F)を比較すると、同じ放飼密度では無防除区のほうが最高分げつ期が遅れ、5頭区では無防除区(B)の莖数が常に防除区(A)より少なくなった。これは放飼後次世代成幼虫の吸汁加害の影響と考えられた。8月中旬以降には各区



第3-11図 粘着板による各区のセジロウンカ密度の推移。
 ●：成虫，○：幼虫（実数×0.1）．A-J：第3-3表を参照．
 矢印は殺虫剤散布を行った日．横棒は成虫の放飼期間を示す．



第3-12図 各区の莖数の変化, A-J: 第3-3表を参照.
横棒は成虫の放飼期間を示す.



第3-13図 各区の出穂日. Y軸は9月1日からの偏差.
縦棒は標準誤差×2.

の茎数の差は小さくなり、区間の有意差は認められなかった。草丈は茎数ほど明瞭ではないが同じ傾向を示し、生育に加害の影響がみられたが処理区間に有意差は認められなかった。

7月下旬放飼区（C, D, G, H）の放飼時期は最高分げつ期に相当し、雌成虫の産卵による葉鞘の変色は観察されたが、放飼後の茎数、草丈に処理区間の有意な差はみられなかった。

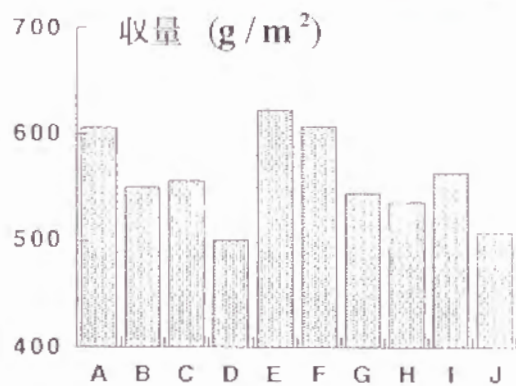
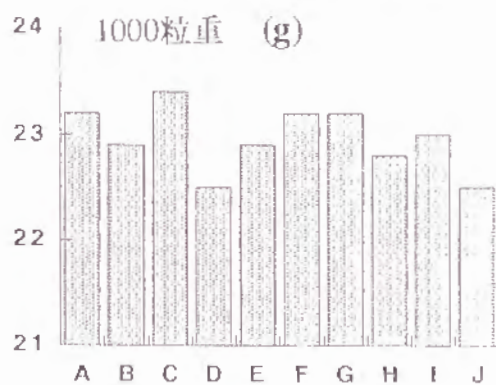
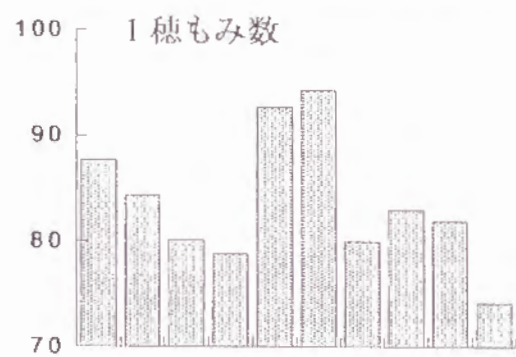
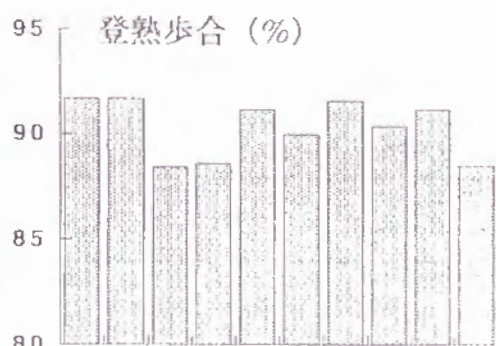
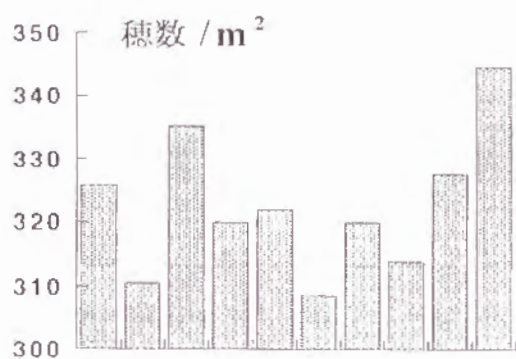
各区の出穂日を第3-13図に示した。7月上旬放飼区の出穂日は7月下旬放飼区や0頭区、自然発生区にくらべて1～2日遅れた。このことは7月上旬放飼区では、茎数や草丈からみると8月中に無放飼区との差はなくなったが、初期生育の遅延が生殖成長の遅れとして残っていたことを示唆している。

収量調査

水稻の収量は穂数、一穂粒数、登熟歩合および玄米千粒重の積として表現され、それらを収量構成要素と呼んでいる（松島, 1960）。各区の収量構成要素および収量（ m^2 当り精玄米重）を第3-14図に示した。各収量構成要素および収量の変動係数は、それぞれ3.5, 7.5, 1.5, 1.3, 7.4%であり、第3-14図の各収量構成要素の変動パターンからも、収量の変動に大きく影響しているのは一穂粒数であり、その次が穂数であることが読み取れた。また穂数および収量で放飼時期、放飼密度が同じ場合、防除区にくらべて無防除区で値が小さい傾向があったが、それ以外では各処理区の効果が、収量構成要素にどのように影響しているかを統一して判断することは難しかった。本試験は完全実施型の試験ではないので、各処理の効果を多元配置の分散分析で解析できない。そこで自然発生区を除く9区について、7月上旬放飼区の放飼密度、7月下旬放飼区の放飼密度、7月上旬の防除の有無、7月下旬の防除の有無をアイテムにとり、収量および収量構成要素を外的基準とし、数量化I類を用いて解析を行った（第3-4表）。登熟歩合および千粒重については各アイテムの付与係数の範囲が非常に小さく、平均値（K）に対して1～2%の変動しかなかった。このことは今回設定した7～8月のセジロウカの加害は、この2つの収量構成要素にはほとんど影響しないことを示している。

各アイテムの付与係数および偏相関係数から、防除を行った場合はどの外的基準に対しても平均値を引き上げる効果があることが示され、とくに第3-14図でみられたように穂数および収量で顕著であった。7月上旬放飼区、7月下旬放飼区とも防除を行った場合、どちらも収量を21～24 g/m^2 増加させ、これは平均収量の約4%に相当した。

7月上旬、下旬放飼区どちらも放飼密度が高い場合ほど平均値を引き上げており、とくに穂数、一穂粒数および収量で顕著であった。密度推移で述べたように7月上旬放飼区では、放飼密度の高低と第2世代密度のそれとが逆転した。そこ



第3-14図 各区の収量および収量構成要素.

第3-4表 数量化I類によるセジロウンカ成虫の放飼数、放飼時期および薬剤散布の時期が収量、収量構成要素およびセジロウンカ第2世代の発生量に及ぼす影響の解析結果

アイテム	カテゴリー	件数	穂数 / m ²			初数 / 穂			登熟歩合		
			付与係数	範囲	偏相関係数	付与係数	範囲	偏相関係数	付与係数	範囲	偏相関係数
株当り	0	5	-3.0			-3.3			-0.3		
放飼雌数	5	2	5.1	8.1	0.774	0.4	11.2	0.955	1.0	1.3	0.826
(7月上旬放飼)	10	2	2.3			7.9			-0.1		
株当り	0	5	-6.4			0.4			0.3		
放飼雌数	5	2	13.2	19.6	0.947	-1.6	2.1	0.563	-1.6	2.5	0.941
(7月下旬放飼)	10	2	2.7			0.5			1.0		
薬剤散布	Yes	3	9.6	14.4	0.958	0.6	0.9	0.317	0.4	0.6	0.660
7月18日	No	6	-4.8			-0.3			-0.2		
薬剤散布	Yes	3	7.0	10.5	0.917	-0.6	0.9	0.295	0.3	0.5	0.564
8月11日	No	6	-3.5			0.3			-0.2		
			K ^a =320.5 r ² =0.958			K=84.8 r ² =0.958			K=90.5 r ² =0.937		

アイテム	カテゴリー	件数	1000粒重 (g)			精玄米重 (g/m ²)			第2世代平均密度		
			付与係数	範囲	偏相関係数	付与係数	範囲	偏相関係数	付与係数	範囲	偏相関係数
株当り	0	5	-0.3			-36.4			7.4		
放飼雌数	5	2	0.4	0.7	0.757	26.9	100.5	0.917	-5.8	20.2	0.810
(7月上旬放飼)	10	2	0.4			64.1			-12.8		
株当り	0	5	-0.1			-9.7			-2.5		
放飼雌数	5	2	0.1	0.3	0.449	6.0	28.1	0.539	-0.0	8.7	0.531
(7月下旬放飼)	10	2	0.2			18.3			5.2		
薬剤散布	Yes	3	0.0	0.0	0.000	23.5	35.3	0.781	-14.0	20.9	0.905
7月18日	No	6	0.0			-11.8			7.0		
薬剤散布	Yes	3	0.4	0.7	0.858	21.0	31.5	0.738	-16.8	25.2	0.918
8月11日	No	6	-0.2			-10.5			8.4		
			K=23.0 r ² =0.741			K=565.6 r ² =0.922			K=35.0 r ² =0.952		

a 定数 (平均値)

で第2世代密度として8月3～19日の間の5株払い落とし調査による成虫および3～5齢幼虫合計値の対数値の平均値を求め、この値を外的基準として数量化I類を行った。その結果、防除を行った場合は密度を引き下げ、7月下旬に放飼を行った場合は、わずかであるが密度を引き上げるという順当な結果が得られたが、7月上旬放飼区では第3-11図で示されたように放飼密度が高いほど第2世代密度が低くなった。那波(1992)は、セジロウンカの吸汁加害は、穂首分化期(出穂前32日)以前は穂数などへの影響が小さいのに対して、それ以降の加害がとくに幼穂形成期に起こった場合には、穂数や籾数を減少させ減収につながるとしている。幼穂形成期は一般に出穂前25日頃なので(吉田, 1981)、本試験に用いたレイホウでは8月10日前後にあたり、セジロウンカ第2世代発生時期と重なる。そこで、収量および穂数、一穂籾数および全籾数との単相関を求めたところ、収量と全籾数においてセジロウンカの密度との間に負の関係が有意にみられた(第3-5表)。また幼穂形成期にあたる8月11日の密度の対数値と収量および全籾数との間には、第2世代平均密度よりさらに大きい負の相関があり、一穂籾数にも有意な負の関係がみられた。穂数と第2世代密度には相関はみられなかった。

考察

各収量構成要素は水稻の生育のある特定の時期に決定される(松島, 1960)。九州北部における普通期水稻では出穂期は9月初めであり、セジロウンカの発生は通常8月下旬にはほぼ終了する。登熟歩合は出穂時およびその前後に決定され、また千粒重は安定した品種的性質である(吉田, 1981)。本試験の結果もセジロウンカの各時期の加害が登熟歩合および千粒重に及ぼした効果は小さかった(第3-4表)。

九州北部で慣行の施肥体系(基肥重点)で6月中下旬に移植された穂数型水稻は活着後急速に茎数を増加させ、レイホウでは7月末から8月初めが最高分げつ期になる。セジロウンカ雌成虫の産卵による葉鞘変色の影響を想定した7月上旬および下旬の放飼・防除区において、7月上旬放飼の場合のみ無放飼区よりも5、10頭区で最高茎数が少なくなった。しかしこの場合でも穂数については加害の影響はみられなかった。これはレイホウのような晩生品種では、穂数の決定期(幼穂分化期)は最高分げつ期の後になるため、加害を受けた後の栄養成長期間に一定以上の茎数を回復することができれば、穂数の減少につながらないと考えられた。

糸賀・酒井(1954)は、水稻の分げつ最盛期にセジロウンカが加害すると、茎数を減少させ収量低下につながるとしている。彼らの用いた品種農林18号は穂重型品種であり、茎数は出穂期(9月中旬)直前まで緩やかに増加し続けたため、成虫のみの加害(株当たり10頭、12日間)でも茎数の減少は回復せず、無放飼区にく

第3-5表 収量および収量構成要素とセジロウンカ密度との相関

	セジロウンカの密度を調査した期間	
	8月3日～19日 ^{a)}	8月11日
収量 (g/m ²)	0.632 ^{*b)}	0.732 [*]
穂数 (/m ²)	0.252	0.022
稈数 (/穂)	0.348	0.583 [*]
稈数 (/m ²)	0.583 [*]	0.741 ^{**}

a 期間中の平均密度.

b *;p<0.05, **;p<0.01

らべて15%の減収となった。

清田・奥原(1990)は、穂数型品種を用いて移植後11日目にセジロウンカを放飼した場合、0～20頭/株の範囲で収穫時の穂数と籾数に放飼密度に応じた減少がみられ、移植後20日目に放飼した場合でも20頭/株では無放飼区にくらべて穂数と籾数が減少し、減収の要因になったとしている。彼らの放飼期間は12～15日であり、放飼区ではセジロウンカを除去する時点ですでに次世代幼虫の加害も始まっており、累積した加害量は筆者らの実験よりかなり多くなっていたことが考えられる。井上・田中(1991)は飛来時期の薬剤防除の有無と水稻の生育との関係調べているが、飛来時期のピーク密度は19～27頭/株と本試験にくらべてセジロウンカの密度が高く、無防除区の穂数が減少した。本試験でも7月上旬放飼区の場合、無防除区では防除区に対して茎数の増加が遅れており、放飼後の次世代成幼虫の吸汁加害についてはより詳細な調査が必要と考えられた。

那波(1992)はセジロウンカの加害時期と水稻の被害の関係を明らかにするために、出穂期の異なる早生品種と中生品種を用いて被害解析を行った。それによると幼穂形成期以前のセジロウンカの吸汁加害は収量への影響はないが、セジロウンカの発生盛期が幼穂形成期から穂ばらみ期以降になる場合には、穂数および籾数が減少し収量低下につながるということが指摘されている。本試験でも収量に影響した籾数の変化は最初に設定した加害時期と加害密度ではなく、幼穂形成期（8月上旬中旬）に発生した成幼虫密度が大きな影響を及ぼしていた。

本試験では7月上旬放飼区で他の区にくらべて出穂期が遅れた。藤田ら(1972)は、水稻の葉身を加害するイネクビホソハムシ（イネドロオイムシ *Oulema oryzae* KUWAYAMA）を時期をずらして水田に放飼した場合、加害時期が幼穂形成期以前の場合に出穂期の遅れを認めている。また小嶋・江村(1979)は生育初期の水稻でイネクビホソハムシの加害密度を変化させた場合に、高密度区ほど出穂期が遅くなったことを報告している。同様な結果はイネミズゾウムシによる水稻初期生育時の加害（都築ら, 1983ab）や、切葉実験（八谷, 1989）でも得られている。これらの試験は加害形態がセジロウンカとは異なり、しかも東日本での結果である。しかし本試験でも栄養生長期の生育遅延が、生殖生長の開始を遅らせたことは、栄養生長期間中が高温、高日照になる九州地域の普通期水稻においても、気象条件の不良な場合には、セジロウンカによる葉鞘変色が出穂後の登熟などに影響する可能性が考えられた。

このように穂数型品種では、セジロウンカの飛来世代の加害量が非常に多い場合や、あるいは早生品種のように幼穂分化期が最高分げつ期より前になる場合は、栄養生長期間に十分な茎数の確保ができずに穂数が減少したり、生殖生長期の遅れが減収につながる可能性も示唆された。セジロウンカの飛来世代による加害の

ように加害時期から収穫期までに2, 3カ月の生育期間がある場合には, 加害に対する栄養生長期の生育反応を的確に把握するとともに, その後の生育を予測できる技術を開発することが必要である。

2) 飛来侵入世代による加害の定量化と分光反射特性

7月上旬に雌成虫を放飼した場合, 産卵による葉鞘変色に伴い, 放飼後に無放飼区にくらべて分げつ数の減少がみられたが, 最高分げつ期以降にその差は少なくなった。この場合, 加害時期から収穫期までに3カ月以上の生育期間があり, 加害が生育や収量へ与える影響は気象条件や施肥などにより変動することが予想される。そのための確な被害予測や生育に対する影響のモニタリング手法として, リモートセンシング技術が有効と考えられる。ここでは, イネウンカ類の被害解析へリモートセンシング技術を導入するための基礎データを得る目的で, セジロウンカの飛来雌成虫の加害を想定した放飼試験を行い, 葉面積や乾物重の測定および分光反射率の測定により, 初期被害の回復過程を追跡した。

方法

試験は1989, 1990年に行い, 品種, 栽培方法, およびウンカ類以外の病害虫の防除はⅢ-2-1)と同じであった。

水稻に対するセジロウンカの加害処理方法

放飼密度および放飼期間を第3-6表に示した。1989年には4条7株を, 1990年には3条6株を1区とした。各区を寒冷紗(遮光率22%)を用いた幅1.2m, 長さ1.4m, 高さ0.9mの網で覆った。供試虫として稲芽だし苗で飼育したセジロウンカの長翅型産卵雌成虫を放飼した。放飼密度は, Ⅲ-2-1)の結果から, 雌成虫5頭/株で初期生育阻害がみられたことから, 0~8頭/株の範囲に4ないし5段階を設定した。雄成虫は雌成虫と同数を放飼した。放飼開始は, 1989年は7月4日, 1990年は6月26日で, 放飼期間はいずれも7日間とした。各区の間隔は, 1989年は条方向に1m, 株方向に1.25m, 1990年は条方向に1m, 株方向に4mとした。各区の設置は乱塊法によった。

いずれの年も加害期間終了後は寒冷紗を取り払い, エトフェンプロックス(etofenprox)乳剤1000倍液を用いて, 残存個体および次世代以降の発生を抑えるとともに, 7月下旬にブプロフェジン(buprofezin)粒剤を3kg/10aの割合で全面に散布することにより, 次世代以降のウンカ類の発生を抑制した。なお, 1990年は7月2, 3日の飛来により雌虫の密度がピーク時に株当たり約7頭に達した。そこで上記の放飼区以外にエトフェンプロックス乳剤を用いて防除した区(防除区1: 7月3日および9日, 防除区2: 7月9日のみ散布)および無防除区を設け, いずれも寒冷紗による被覆を行わなかった。

水稻の生育調査

第3-6表 セジロウンカ雌成虫の放飼時期および放飼密度

年次	移植日	放飼期間	株当り放飼密度
1989	June 20	July 4 - July 11 (14 - 21) ¹	0, 1, 2, 4, 8
1990	June 18	June 26 - July 3 (8 - 15)	0, 2, 4, 8

1 括弧内は移植後の日数

1990年には草丈および茎数について各区9株を抽出し、栄養成長期間中は週1回測定した。また葉面積および地上部乾物重を生育期間中に1989年は4回、1990年は3回測定した。方法は各区から1989年は6株、1990年は9株を抽出して抜き取り、その一部の葉面積を葉面積計（林電工、AAM-7）により測定した。さらに株ごとに葉身とその他の部位に分けた後、80℃で48時間以上乾燥し重量を測定した。葉面積を測定した葉身の乾物重から比葉面積（単位乾物重当りの葉面積）を求め、全株の葉面積を推定した。

分光反射率の測定

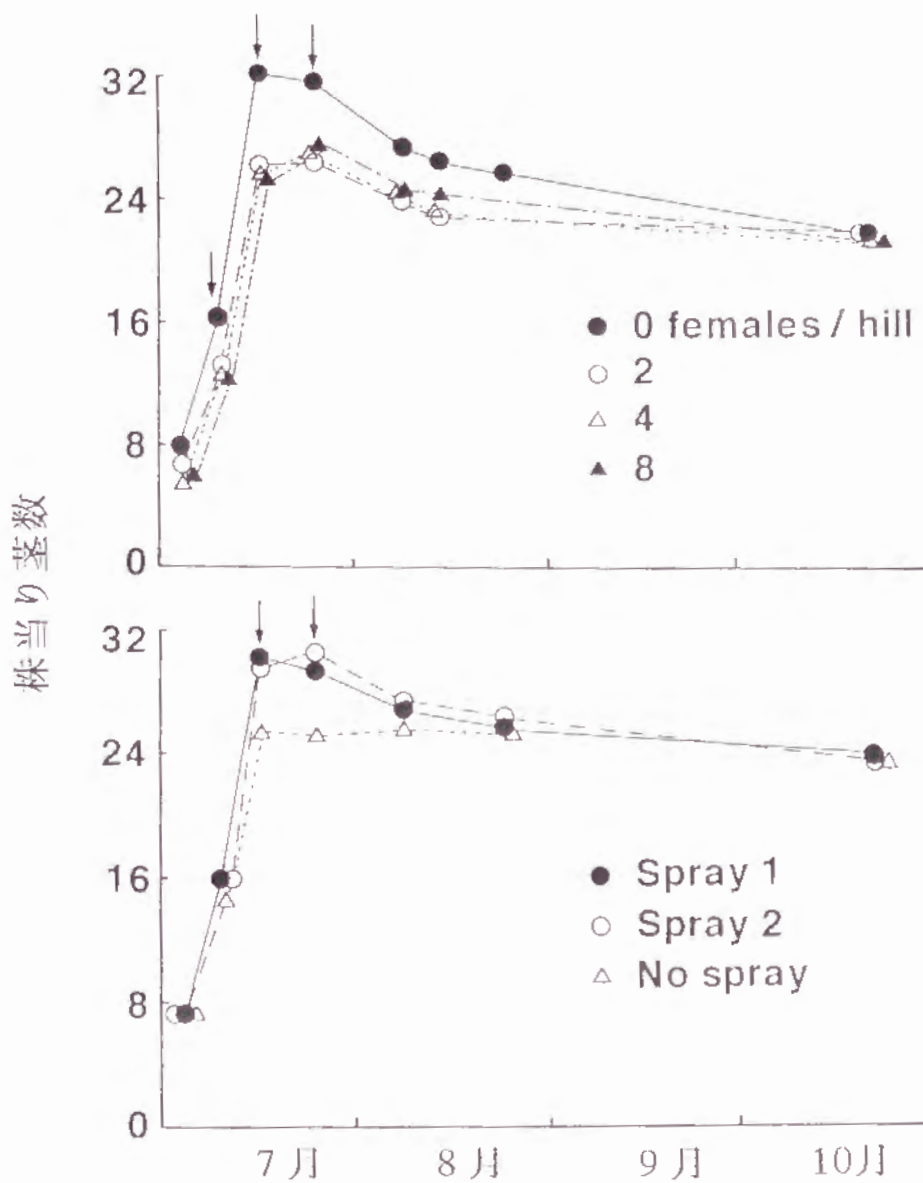
各区の分光反射エネルギーの測定は、YAMAMOTO and HONJO(1993)に従った。すなわち携帯用分光光度計（阿部設計、2703型）を用い、晴天日の午前11～12時に直達光のもとで供試群落（3条3株、計9株）に対して、高さ3.5mから伏角45度、視野角10度で太陽を背にしながら測定した。測定波長は、450nmから100nmごとに1050nmまでの7波長帯とした。供試群落の分光反射率は、標準白色板からの分光反射エネルギーを100%としたときの相対値（ $R_{xnm}\%$, $x=450\sim1050$ ）として求めた。各区を1990年7月30日、8月7、13、21、および31日の計5回測定した。また7月30日および8月21日には分光反射率を測定した後に、その場所の株を採集し、葉面積および地上部乾物重を上記の方法で調査した。

結果

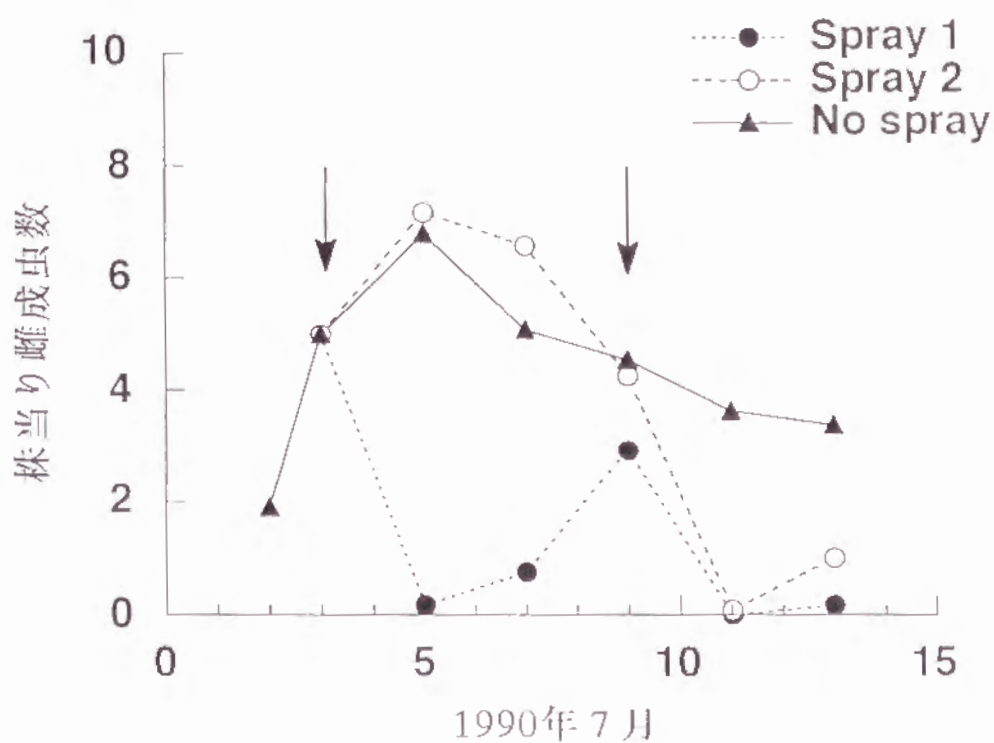
生育調査

1990年の各区における株当たり茎数の変化を第3-15図に示した。放飼区と無放飼区とにおける茎数の違いは2-1）と同様に推移した。すなわち放飼期間終了直後からすでに無放飼区とそれ以外の区で茎数に差がみられ、放飼区の最高分げつ期が無放飼区にくらべて遅れたが、この茎数の違いは8月中旬以降少なくなった。防除区1、2および無防除区の茎数の推移も、放飼区および無放飼区と同様な結果となったが、防除区での最高分げつ数は無放飼区にくらべて少なく、無防除区ではほとんど無効分げつがない生育を示した。第3-16図に防除区および無防除区におけるセジロウンカ雌成虫の密度推移を示した。無防除区では最高密度が6.8頭/株、7月2日～13日までの平均密度が4.7頭となり、放飼区の8頭区と同程度の密度になっていたものと推測された。殺虫剤散布を1回しか行わなかった防除区2における密度推移は、7月9日までは無防除区と差はなかったが、防除区2の茎数の推移は無防除区とは異なった。これは殺虫剤の散布によりセジロウンカの産卵が妨げられたことによると考えられた。

第3-7表および8表に1989、1990年の各区の葉面積指数（LAI）および地上部乾物重（ g/m^2 ）の推移を示した。生育量については年次による違いがみられるが、両年とも最高分げつ期（移植後42日）までは、葉面積、乾物重とも、放飼密



第3-15図 各区の茎数の変化. 第3-6表参照.
 Spray 1: etofenprox 1000倍液を7月3日および9日に散布,
 Spray 2: 7月9日のみ散布.
 矢印は一元配置の分散分析により, 区間に有意差($p < 0.05$)が見られた日.



第3-16図 防除区および無防除区における飛来侵入世代セジロウンカ雌成虫の密度推移（1990年）。矢印は殺虫剤散布日。
 Spray 1：etofenprox 1000倍液を7月3日および9日に散布，
 Spray 2：7月9日のみ散布。

第3-7表 セジロウンカ雌成虫の放飼による葉面積指数(LAI)の変化

年次	株当り 放飼雌密度数	株数	葉面積指数 (LAI)				
			22	28	42	78	DAT ¹
1989	0	6	0.40(100)ab ^{2,3}	1.20(100)a	4.11(100)a	6.38(100)a	
	1	6	0.41(103)a	1.09(91)a	3.97(97)a	6.43(101)a	
	2	6	0.43(108)a	1.06(88)a	3.83(93)a	6.50(102)a	
	4	6	0.43(108)a	1.08(90)a	3.63(88)ab	5.93(93)a	
	8	6	0.31(78) b	0.96(80)a	3.35(82) b	6.56(103)a	
1990				30	42	63	DAT
	0	9		2.06(100)a	4.62(100)a	5.01(100)a	
	2	9		1.50(73)ab	4.29(93) b	5.09(102)a	
	4	9		1.65(80)ab	4.44(96) b	4.55(91)a	
	8	9		1.49(72) b	3.90(84) b	5.34(107)a	
	防除区 1 ⁴	9		2.06(100)a ⁵	4.67(100)a	5.78(100)a	
	防除区 2	9		1.82(88)ab	4.39(94)a	6.15(106)a	
	無防除区	18		1.61(78) b	3.93(84) b	5.56(96)a	

1 DAT:移植後の日数.

2 同じ記号間ではTUKEY の多重比較により有意な差(p<0.05)が認められなかった.

3 括弧内は対照区 (0頭区あるいは Spray 1) の値に対する割合.

4 防除区 1;etofenprox1000倍液を1990年7月3および9日に散布.

防除区 2;7月9日のみ散布.

5 同じ記号間ではSCHEFFE の多重比較により有意な差(p<0.05)が認められなかった.

第3-8表 セジロウンカ雌成虫の放飼による地上部乾物重(g/m²)の変化

年次	株当り 放飼雌密度数	株数	地上部乾物重(g/m ²)				
			22	28	42	78	DAT ¹
1989	0	6	30(100)a ^{2,3}	92(100)a	330(100)a	1100(100)a	
	1	6	30(100)a	81(88)a	314(95)ab	1060(96)a	
	2	6	30(100)a	82(89)a	302(92)ab	1048(95)a	
	4	6	29(97)a	81(88)a	282(85) bc	1011(92)a	
	8	6	22(73) b	74(80)a	260(79) c	1044(95)a	
1990				30	42	63	DAT
	0	9		145(100)a	373(100)a	780(100)a	
	2	9		107(74) b	331(89) b	777(100)a	
	4	9		119(82)ab	335(90) b	718(92)a	
	8	9		106(73) b	308(83) b	829(106)a	
	防除区 1 ⁴	9		144(100)a ⁵	377(100)a	764(100)ab	
	防除区 2	9		126(88)ab	344(91)a	823(108)a	
	無防除区	18		109(76) b	297(79) b	732(96) b	

1 DAT:移植後の日数.

2 同じ記号間ではTUKEY の多重比較により有意な差(p<0.05)が認められなかった.

3 括弧内は対照区(0頭区あるいは Spray 1)の値に対する割合.

4 防除区 1;etofenprox1000倍液を1990年7月3および9日に散布.

防除区 2;7月9日のみ散布.

5 同じ記号間ではSCHEFFE の多重比較により有意な差(p<0.05)が認められなかった.

第3-9表 セジロウンカ雌成虫の放飼による葉身乾物重比

年次	株当り 放飼雌密度数	株数	葉身乾物重比				DAT ¹
			22	28	42	78	
1989	0	6	0.48	0.48	0.42	0.26	
	1	6	0.48	0.47	0.42	0.27	
	2	6	0.49	0.48	0.43	0.28	
	4	6	0.50	0.48	0.43	0.26	
	8	6	0.48	0.49	0.44	0.28	
1990				30	42	63	DAT
	0	9		0.51	0.45	0.37	
	2	9		0.50	0.48	0.37	
	4	9		0.50	0.49	0.36	
	8	9		0.50	0.47	0.37	
	防除区 1 ²	9		0.50	0.47	0.37	
	防除区 2	9		0.51	0.48	0.37	
	無防除区	18		0.52	0.50	0.36	

1 DAT:移植後の日数.

2 防除区 1:etofenprox1000倍液を1990年7月3および9日に散布.

防除区 2;7月9日のみ散布.

度が高まるにつれて低下する傾向があった。とくに8頭区では葉面積や乾物重が無放飼区にくらべて22~28%低下した。放飼区と無放飼区における生育量の差は、茎数の変化と同様にその後の生育とともに小さくなり、出穂前10日（移植後63日、1990年）あるいは出穂直後（移植後78日、1989年）には有意差はなくなった。1990年の防除区では茎数の変化は明瞭でなかったが、防除区1と区2の初期生育に違いがみられた。すなわち防除区2の初期生育量は、防除区1と無防除区の間値になった。しかし、放飼区や無放飼区と同様に移植後63日目には生育量の違いはわずかであった。第3-9表に各区の葉身乾物重比（葉身重/総乾物重）を示した。どちらの年も移植後42日目に放飼密度が高いほど葉身重の割合が高くなる傾向がみられた以外は、放飼密度による違いはなかった。

分光反射率

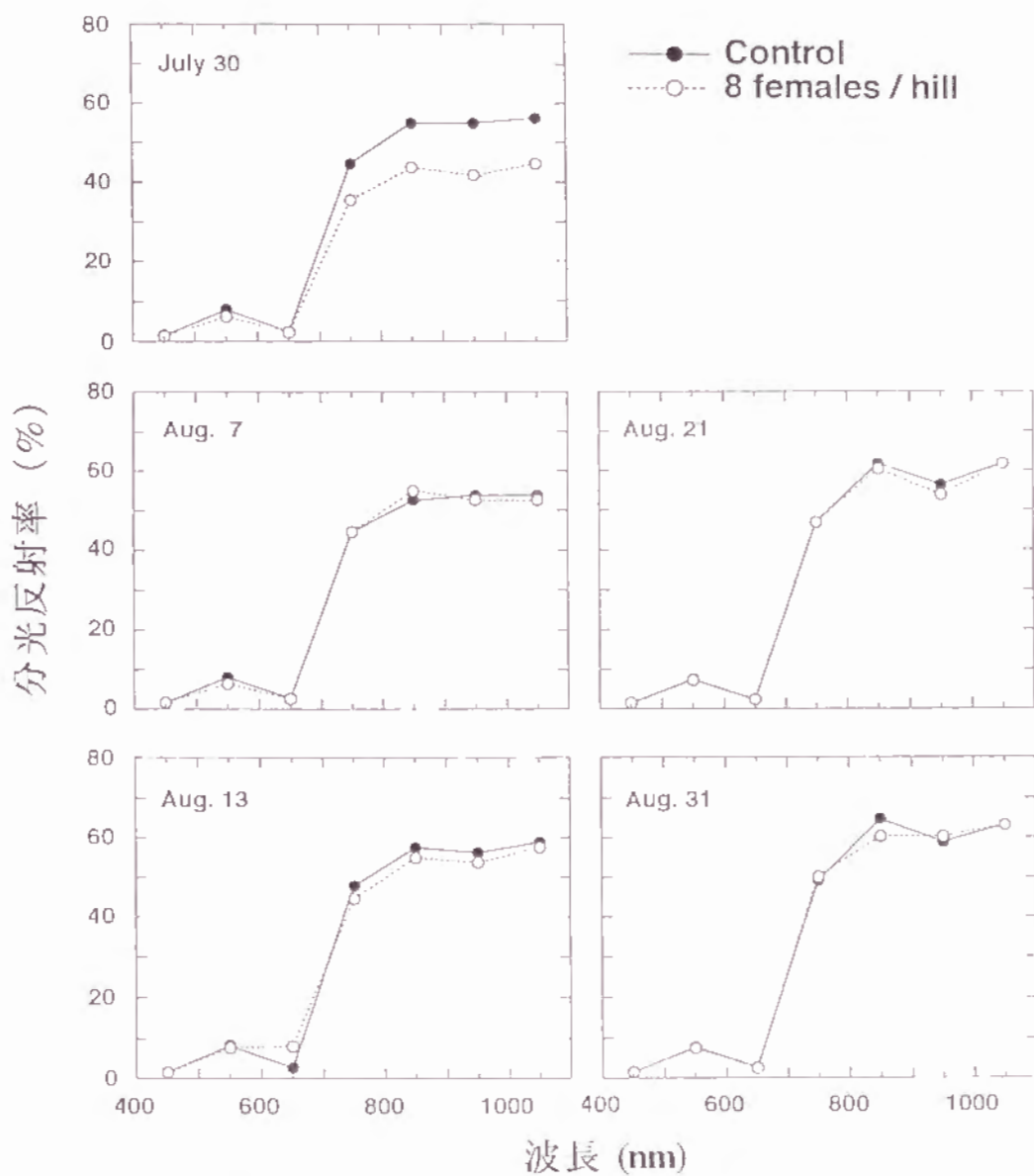
第3-17図に分光反射率の推移を無放飼区と8頭区を代表として示した。1990年7月30日（移植後42日）には、近赤外領域（750~1050 nm）で無放飼区と8頭区とに差がみられたが、8月7日（移植後50日）以降は両区の分光反射率はどの波長でもほぼ同じ値を示した。近赤外領域の反射率は水稻の生育とともに上昇した。可視域の反射率は550nmにおいて8月7日までは8頭区が無放飼区よりわずかに低い。その後は差はなくなった。どの測定日においても被害を特徴付けるような特定のスペクトルはみられなかった。

YAMAMOTO and HONJO(1993)は、出穂までのLAIの推定に950nmと550nmの分光反射率の差（ $R_{950nm} - R_{550nm}$ ）が、また地上部乾物重の推定には、1050nmと550nmの分光反射率の差（ $R_{1050nm} - R_{550nm}$ ）の値が有効であると報告しており、回帰式も示している。彼らの推定式にもとづいて計算したLAIの推定と実測値との相関係数は、移植後42日目が0.607(d.f.=6, $p>0.10$)、63日目が-0.563($p>0.10$)であった。乾物重の実測値と推定値との相関係数を計算したところ、移植後42日目が0.862($p<0.05$)、63日目が0.523($p>0.10$)となった。

考察

九州北部の普通期水稻（6月下旬移植）では、活着から分けつ盛期がセジロウンカの飛来盛期にあたる。この時期のセジロウンカ雌成虫の産卵による葉鞘変色は肉眼で容易に確認できるため、被害程度の指標とされることが多いが、変色を起こしやすい品種ではセジロウンカの卵の孵化率が低く、次世代の発生が抑えられている可能性が寒川(1991)により指摘されている。III-2-1)で株当たり10頭程度の加害では、次世代以降の発生を抑え、出穂期頃までに無放飼区との間に分けつ数の有意差は認められなくなることを示したが、葉面積や乾物重の面からも初期加害の影響は、水稻生育とともに少なくなることが明らかとなった。

YAMAMOTO and HONJO(1993)は750~1050nmの分光反射率とLAIおよび地上



第3-17図 無放飼区および8頭区における波長別分光反射率の推移 (1990年)。

部乾物重との間に高い相関をみいだしている。第3-8表および9表に示したように移植後42日目にみられた無放飼区と8頭区の生育の差は、移植後63日目にはみられなくなった。このことから本試験における近赤外領域の分光反射率の差は、LAIや地上部乾物重の差を示していると考えられた。この調査では分光反射エネルギーの測定と同時に刈り取った例が少ないため、有効な回帰式を求めるために必要な広範囲の測定値が得られなかった。また移植後63日目で42日目に比べて相関係数が低い原因は、実測のLAIや乾物重がYAMAMOTO and HONJO(1993)が推定式を作成するのに用いた実測値の上限付近、すなわちLAIが5～6、乾物重が700～800 g/m²になっており、稲株の相互遮蔽により推定が困難になる範囲に達していたためと考えられた。

山本ら(1991)はハスモンヨトウに食害されたダイズ、およびコブノメイガに食害された水稻について、個葉における食害面積を推定するために有効な波長を求めている。また病害に関しては、秋山ら(1987)が水田におけるいもち病感染株と健全株の分光反射特性を調査し、感染株を特徴付ける波長として500および680nmを得ている。ウンカ類のような吸汁性害虫は、食葉性害虫やいもち病のように作物の葉の表面に何らかの特徴的な被害を与えないため、筆者らの試験でもセジロウンカの加害区を特徴付けるスペクトルを検出するに至らなかった。しかし、今回検討したセジロウンカの産卵による水稻の初期生育の抑制は、葉面積や乾物重の変化として現れるため、分光反射特性を利用して検出することが可能であった。

3) 増殖世代による加害の定量化

III-2-1) において8月上旬のセジロウンカ密度が収量へも影響を与えたことから、吸汁加害の水稻生育への影響を評価する必要があると思われた。水稻の初期生育は、セジロウンカ雌成虫の産卵による葉鞘変色で抑制されるが、この生育抑制は株当たり1～2頭からすでに現れた(III-2-2)。ここではセジロウンカ雌成虫の産卵による葉鞘変色の影響を取り除き、成幼虫の吸汁加害が水稻の生育に及ぼす影響のみを評価する目的で、ポットで栽培した水稻にセジロウンカの幼虫を放飼し、葉面積や乾物重の変化を測定した。

方法

実験は1991年から1993年の稲作期間中に行った。1/5000 aワグネルポットに播種後30日のレイホウの苗を1本ずつ移植し、基肥として化学肥料を1ポット当り窒素成分で0.2 gを与え、最高分けつ期頃に再び同量を追肥した。野外もしくは屋根の部分ガラスの網室内で栽培し、実験開始前日に第3-10表に示した実験条件の場所に移動した。ポットへの移植は実験1、3、4が6月下旬、実験2は8月下旬に行い、実験の開始は実験1～4でそれぞれ7月15日、9月2日、7月22日、8月8日であった。

第3 10表 セジロウンカふ化幼虫の放飼時期，放飼密度および実験条件

実験	DAT ^a	放飼 期間	放飼 密度	実験条件
1	21 (分けつ期)	12	0 - 200	人工照明(20,000lx)，定温25℃
2	18 (分けつ期)	12	0 - 200	人工照明(20,000lx)，定温25℃
3	34 (分けつ期)	12	0 - 200	自然光，定温25℃
4	51 (幼穂形成期)	11	0 - 200	自然光，変温条件24-27℃

a ふ化幼虫を放飼した日の移植後日数

放飼に用いたセジロウンカは、稲芽だしで累代飼育している系統である。分けつ盛期から幼穂形成期の生育ステージの水稻を、放飼当日にテトロンゴース製の網（遮光率約20%）と支柱を組み合わせたケージで1ポットずつ覆い、2日以内にふ化したセジロウンカ幼虫を所定の個体数放飼した。水田内におけるセジロウンカ第1世代あるいは第2世代幼虫による加害を想定し、放飼密度は実験1～3では1株当たり0, 20, 50, 100, 200頭、実験4では0, 50, 200頭とし、各密度とも5反復とした。ふ化幼虫1株当たり200頭は、II-3の水田内個体数調査における最高密度に相当する。実験1～3では放飼後12日目、実験4では11日目に全個体を回収し、80℃で48時間以上乾燥し重量を測定した。この時点で80%以上の個体が成虫になっており、しかも雌成虫の産卵がまだ始まっていなかった。

水稻はセジロウンカを回収後、当日あるいは翌日に地上部を刈り取り、葉身と葉鞘に分け葉面積を測定し、80℃で48時間以上乾燥した後重量を測定した。また放飼開始直前に別に5株を刈り取り、葉面積と地上部乾物重の初期値とした。

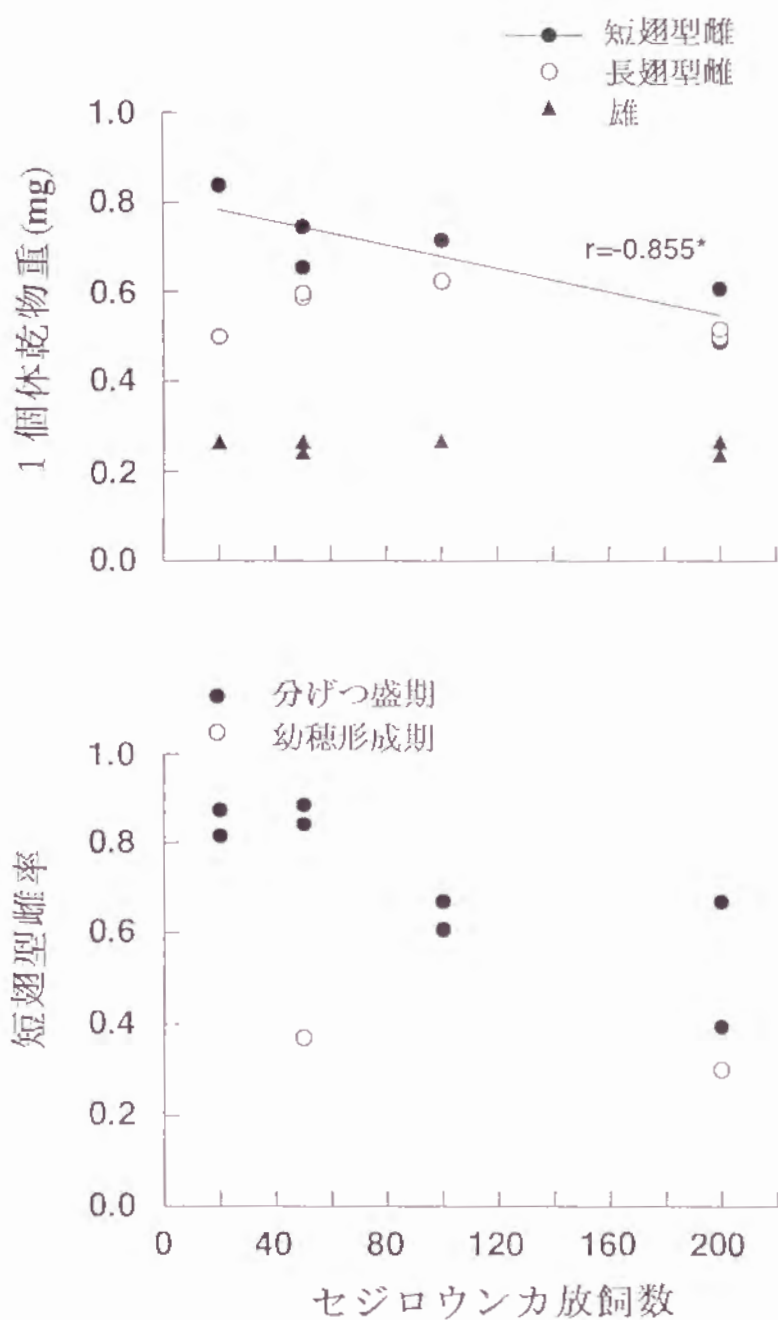
実験3では放飼個体を回収した翌日に、水稻の光合成能力の変化を測定した。測定は各株の主茎の最上位展開葉について、光合成測定装置（LICOR社製、LI6200）を用い、晴天時の光強度が $1,900\mu E m^{-2} s^{-1}$ 以上の時に行った。光合成能力を測定した葉身の葉色を、葉色計（ミノルタ社製、SPAD502）で測定した。

結果

セジロウンカの乾物重および翅型率の変化

セジロウンカの回収時の総乾物重は初期密度に比例して増加したが、実験間では同じ初期密度でも回収時のウンカの総乾物重に違いがみられた。実験1および実験4について、成虫の雌雄翅型別に1個体乾物重を求めたが、実験間で差がみられなかったのをまとめて取り扱った（第3-18図）。雌雄および雌の翅型間では乾物重に違いがあった。また雄は初期密度に関係なくほぼ一定の値を示したが、短翅雌はウンカの初期密度の増加とともに減少した（ $r=-0.855$, d.f.=4, $p<0.05$ ）。

雌の短翅率の密度による変化を実験1, 2および4について第3-18図に示した。放飼期間が分けつ盛期の場合、短翅率は初期密度の増加につれて低下した。しかし幼穂形成期に放飼した場合の短翅率は、初期密度が50頭で37%, 200頭で30%と密度にかかわらず低い値となった。このように、セジロウンカ成虫の1個体乾物重は雌雄あるいは翅型により異なり、しかも短翅雌の1個体乾物重や翅型率は、密度および水稻の生育ステージにより変化した。イネウンカ類による篩管液の吸汁量は体重に比例して変化する（KENMORE, 1980; 寒川, 1992）。そのため本実験のように雌雄、翅型の異なる個体が混在した個体群の加害量を定量的に表現するためには、個体数より総乾物重のほうが適当と思われた。そこで回収時のセジロ



第3-18図 ふ化幼虫放飼数と成虫1個体乾物重（上）および雌成虫の短翅型率（下）との関係。

ウンカの総乾物重を加害量の指標として用いることにした。

水稻生育量の変化

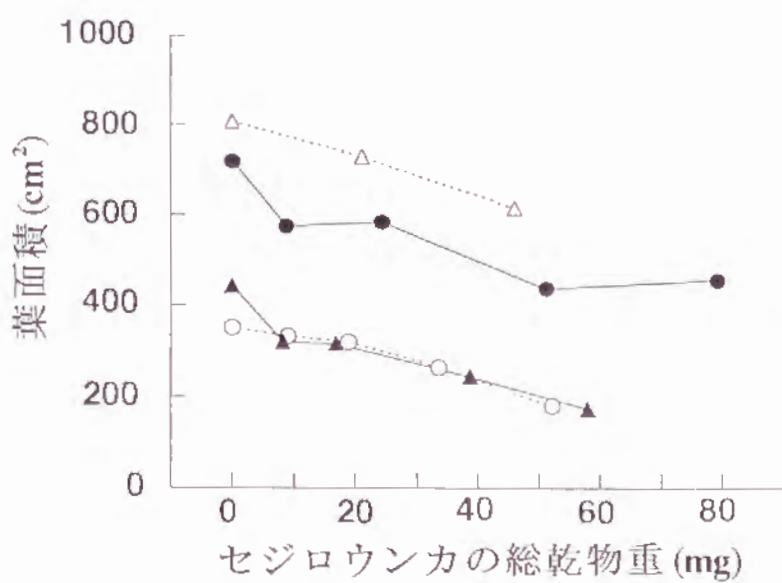
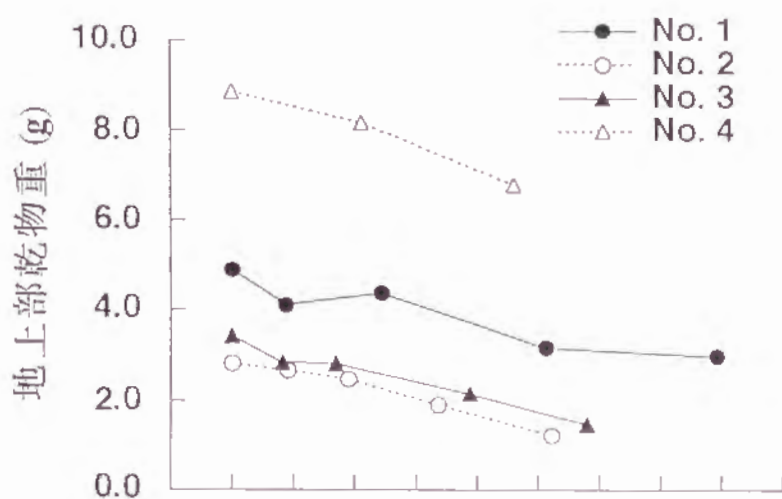
セジロウンカ回収後の水稻地上部乾物重および葉面積を第3-19図に示した。乾物重、葉面積ともに各実験ごとの初期値により絶対値は異なるが、セジロウンカの総乾物重の増加に対して直線的に減少する傾向がみられた。分げつ盛期の水稻を用いた場合、水稻の一部が枯死することはなかったが、幼穂形成期に放飼を行った場合、下位葉が一部枯死した。枯死量はウンカの乾物重に対して直線的に増加した(第3-20図)。

地上部乾物重を葉身部および葉鞘部に分け、葉身部の重量比をウンカの総乾物重に対してプロットした図および、放飼期間中の同化産物の葉身部への分配率の変化を第3-21図に示した。分配率は放飼直前の葉身重をLW、総乾物重をTW、放飼終了後の葉身重、総乾物重をそれぞれLW'、TW'とすると、 $(LW'-LW)/(TW'-TW)$ で表せられる。無放飼の場合、葉身部の重量比も分配率も分げつ期には0.5、幼穂形成期には約0.45となり、これは通常的水稻における値(PENNING de VRIES et al., 1989)と同じであった。どちらの値もウンカの乾物重が増加するにつれ増加し重量比で約0.6、分配率で約0.7に達した場合もみられた。このことは、ウンカの吸汁により同化産物の葉身部から他の部分への移行が阻害された結果と考えられ、同化産物が水稻の成長に有効に利用されていない可能性を示唆する。

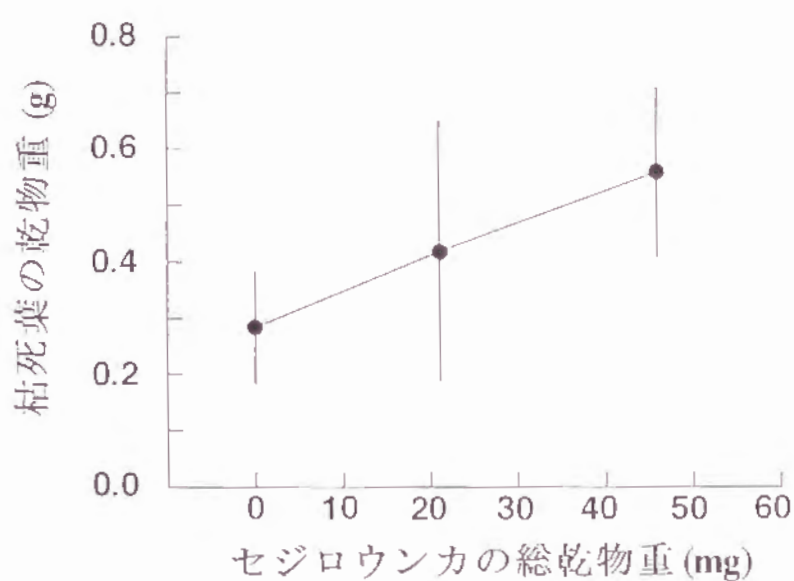
セジロウンカの単位乾物重当りの水稻乾物重の減少量を求めるために、各実験条件ごとに無放飼区に対する放飼区の水稲乾物重の差を、ウンカの総乾物重に対してプロットした(第3-22図)。幼穂形成期の吸汁加害は、枯死葉の増加にみられるように、被害のでかたが分げつ期と異なったが、水稻乾物重の減少量に分げつ期と顕著な差はみられなかったので、ここではすべての結果をまとめて解析した。実験を行った範囲で両者に直線関係がみられ($r=0.889$, $p<0.001$)、回帰直線のY切片の値(179.7)は $Y=0$ と有意差はなかった(t-検定, $p>0.05$)。そこで、原点を通る回帰直線を想定して、傾きbを計算しなおしたところ $b=32.3$ が得られた。この傾きの値はセジロウンカ1mgを生産した際に減少した水稻乾物重が32.3mgであることを示している。

分げつ盛期の最上位展開葉における光合成速度および葉色の値を第3-23図に示した。光合成速度はセジロウンカの乾物重が増加するにつれて低下し、とくにウンカの総乾物重が40~60mg(初期密度が100頭区から200頭区)にかけて急減した。葉色値も同様に低下した。葉色値の低下は葉の黄化を表しており、セジロウンカの加害量の増加により、葉の黄化と光合成速度の低下が同時に起こっていることが示された。

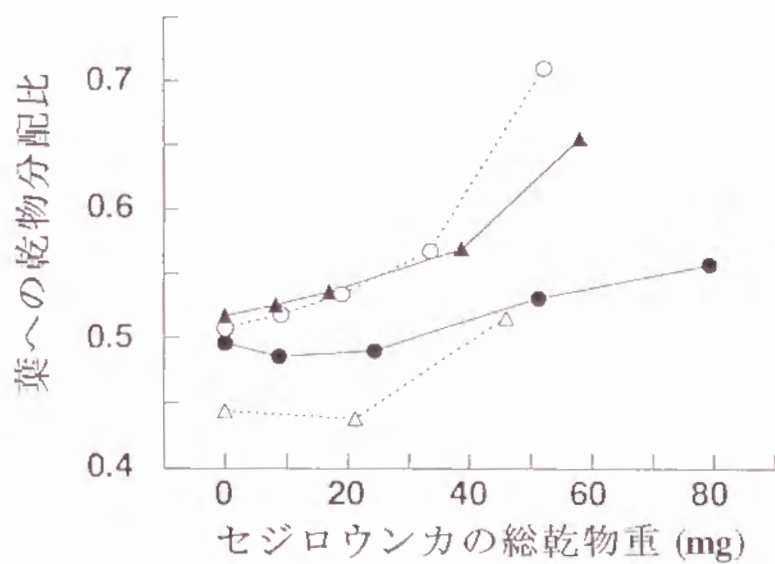
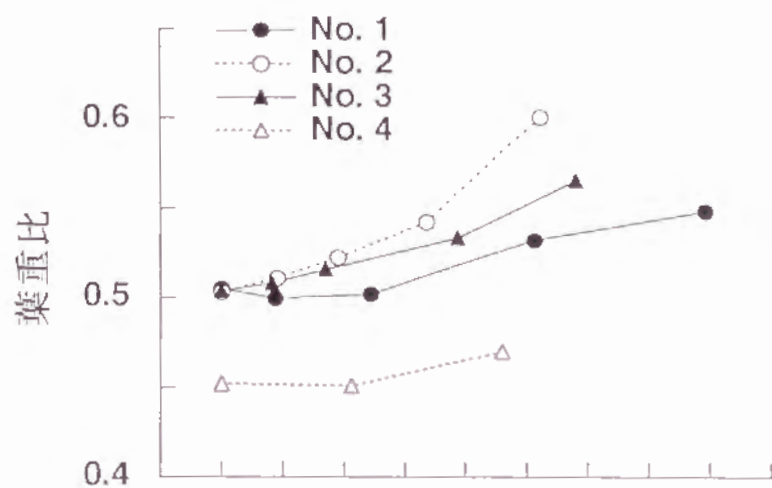
考察



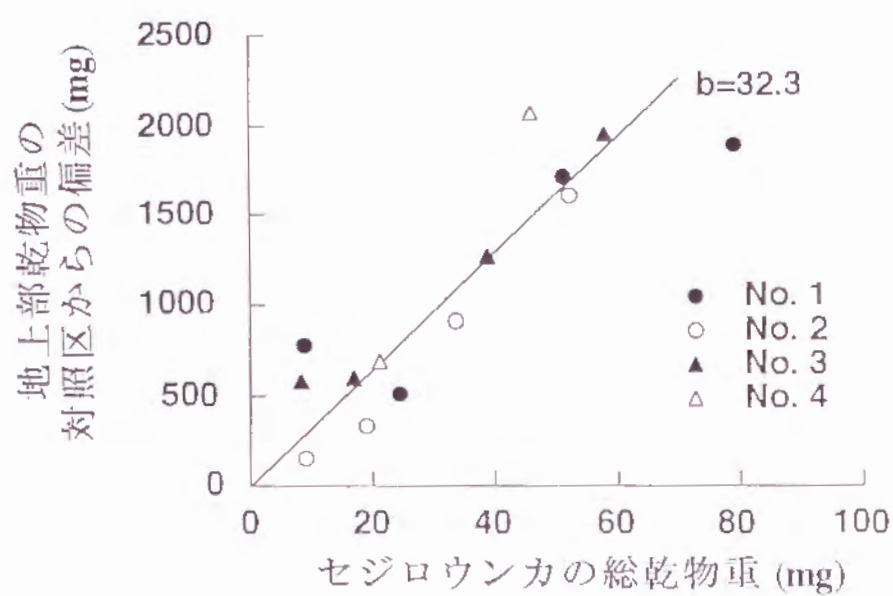
第3-19図 実験終了時のセジロウンカ総乾物重と水稻の地上部乾物重（上）および葉面積（下）との関係。



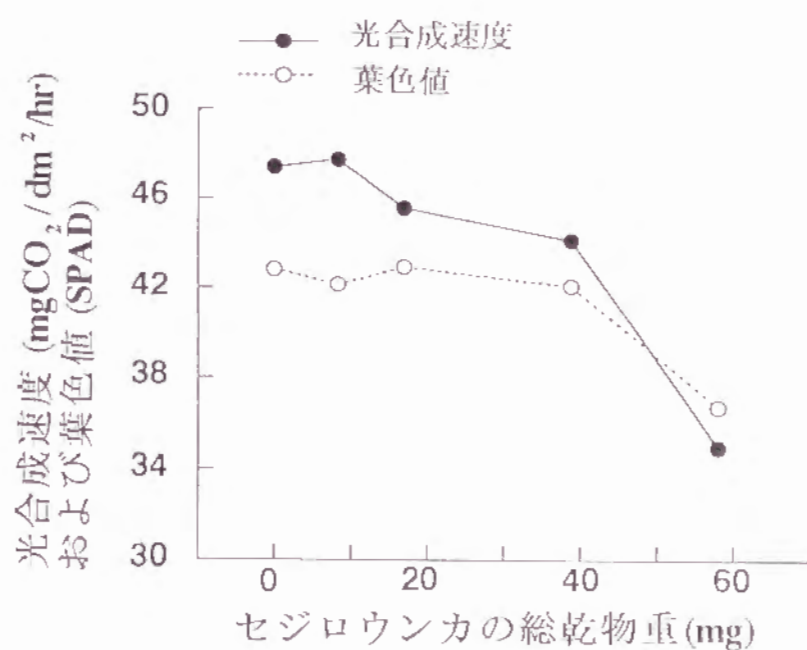
第3-20図 実験終了時のセジロウンカ総乾物重と枯葉重との関係
(実験4)．図中の縦線は標準誤差×2．



第3-21図 実験終了時のセジロウカ総乾物重と葉重比（上）および放飼期間中の葉への乾物分配比（下）との関係。



第3-22図 実験終了時のセジロウンカ総乾物重と地上部乾物重の対照区からの偏差.



第3-23図 実験終了時のセジロウンカ総乾物重と最上位展開葉の光合成速度および葉色値との関係（実験3）。光合成速度はLICOR社のLI6200を，葉色はMINOLTA社のSPAD 502を用いて測定した。

本試験では環境条件を少しずつ変化させた4回の実験のまとめとして、分けつ期から幼穂形成期にセジロウンカの吸汁加害が起こった場合、成虫乾物1mgを生産するのに32.3mgの水稲乾物が減少することが明らかになった。直接的被害である水稲篩管液（乾物）の収奪量を求めるためには、セジロウンカの吸汁量を測定する必要がある。KENMORE(1980)は、GUTIERREZ et al.(1981)の計算式を用いて、トビイロウンカの齢期別の日当り吸汁量を虫体の増加量+維持呼吸量+排泄量として求めた。このとき呼吸量は虫体（乾物重） $\times 0.1$ とした。寒川(1992)はトビイロウンカおよびセジロウンカの老齢幼虫と未産卵雌成虫の日当り吸汁量を測定した。この値を用いて各齢期の吸汁量は虫体重に比例するとし、1齢から羽化直前までの総乾物吸汁量を計算すると、体重（乾物）1mg当りトビイロウンカで約7.6mg、セジロウンカで約5.7mgであった。羽化後雌成虫1mg当りの日当り吸汁量は、セジロウンカで約1.3mgと計算された。このことから、本試験においてポットの水稲からセジロウンカを回収した時点において、平均的に羽化後1日後の成虫になっていたとすると、セジロウンカ1mg当りの総吸汁乾物重は約7mgと推定された。この値はさきに示した水稲の乾物減少量（32.3mg/1mgウンカ）の約22%に過ぎない。この結果はセジロウンカの吸汁加害が、直接的な乾物収奪だけでなく、水稲の生理的な障害を引き起こしている可能性を示している。

害虫の加害量に対して、作物の被害量が加害量より大きくなる例が知られている。たとえば、BARLOW et al.(1977)はエンドウの幼植物に、エンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* を異なる密度で接種し、エンドウとアブラムシの生長をカロリー量で求めている。これによるとアブラムシの密度が高くなると、エンドウの純一次生産量の減少量は吸汁乾物量の1.0~2.38倍に変化した。ムギヒゲナガアブラムシ *Sitobion avenae* はムギ類の穂から吸汁する。このアブラムシの吸汁加害の小麦への影響は、篩管液の収奪による乾物重の減少という直接害の他に、間接害も重要であることが知られている（RABBINGE et al., 1981; ROSSING et al., 1989など）。RABBINGE et al.(1981)は、アブラムシの甘露を0.1mg/cm²の濃度で小麦の葉に人為的に付着し、光合成能力への影響を調べた。彼らによると葉の上面のみに甘露を付着させた直後で、第1葉の光飽和時の光合成速度および光利用効率が、対照区にくらべてそれぞれ5、15%減少し、1日の光合成量を計算すると12~21%低下した。この他に甘露の付着は葉面微生物を繁殖させたり（RABBINGE et al., 1981）、小麦の維持呼吸量を増大させた（ROSSING et al., 1989）。

セジロウンカはトビイロウンカが株元に生息するのに対して、稲の上部にも生息し吸汁する（久野, 1968）。そのためアブラムシ同様に排泄された甘露が下部の葉に付着することによる間接害が考えられる。本実験ではセジロウンカによる甘露の葉への付着量を定量的に調査しなかったが、とくに200頭放飼区では甘露が

付着した葉が多くみられた。

那波(1988)は水稻の穂にツマグロヨコバイを放飼した場合、第2節間における貯蔵澱粉含有率が無放飼区にくらべて高くなったことから、吸汁による同化産物の転流阻害があったとしている。KENMORE(1980)はトビイロウンカに吸汁された葉鞘部で、篩管液の移動が阻害される現象を放射性同位体¹⁴Cを利用した実験で示している。吸汁性害虫による同化産物の移行阻害は、マメノミドリヒメヨコバイ *Empoasca sakaii* に加害されたラジノクローバ (内藤, 1977) や、potato leaf-hopper, *Empoasca fabae* に加害されたアルファアルファ (NIELSEN et al., 1990) でも認められている。*E. fabae* によるアルファアルファの被害については、同化産物の移行阻害の他に、光合成能力や蒸散量の低下、非構造化炭水化物の葉への蓄積、葉のタンパク質の減少などが明らかにされている (WOMACK, 1984; FLINN et al., 1990)。本試験では移行阻害の有無を直接は調べてはいないが、セジロウンカの吸汁期間中の、葉身と葉鞘部の重量比、およびそれぞれへの同化産物の分配率は、放飼密度が高いほど葉に偏っていた。第3-23図に示した結果とあわせると、セジロウンカの吸汁により同化産物の移行阻害、黄化、光合成の低下が同時に起こっている可能性が示唆された。

分けつ期から幼穂形成期のセジロウンカによる吸汁加害は、穂数や粒数の減少につながるものがすでに報告されている (清田・奥原, 1990; 那波, 1992, 本研究III-2-1)。本試験の結果から、セジロウンカの加害は、篩管液の吸汁による乾物収奪だけでなく、光合成能力などにも影響を及ぼすことにより、水稻の乾物重および葉面積の増加を抑制し、その結果が穂数や粒数の減少につながったと考えられた。

3. 被害解析のまとめと考察

トビイロウンカ、セジロウンカは、イネ単食性で篩管液を選択的に吸汁しており (SOGAWA, 1982)、同じ資源を共有する種であるが、II章で示したように、水田への侵入量やその後の発生動態の違いにより、両種の加害が水稻に与える影響には違いがみられる。本章では両ウンカの発生動態と水稻生育ステージにより異なる解析手法を用いて、加害の定量化と水稻被害の定量化を試みた。

トビイロウンカは通常出穂期以降に現れる第3世代の吸汁加害が問題とされている。III-1-1) では、第3世代の密度と坪枯れ発生面積との関係を、トビイロウンカの空間分布を考慮して解析した結果、第3世代平均密度が200頭以上の株は枯死することが示された。この調査では、止葉まで完全に枯れた株を枯死株とみなしたが、水田内では、一部枯死した株も存在した。被害許容水準等を策定する際には、枯死を引き起こす密度を100頭/株程度に設定しておくほうが無難であ

ろう。また実用的には、トビイロウンカによる被害は坪枯れ面積ではなく減収量（精玄米重）で評価すべきであり、加害量もある時期の密度ではなく加害の累積効果をみる必要がある（菖蒲，1992）。水田内の株ごとの個体数頻度分布の情報は、III-1-2）で解析した累積虫数と乾物増加量との関係を、水田全体で積算する場合にも有効と考えられる。

出穂期以降の累積虫数と収量およびCGRとの間には負の相関がみられた（III-1-2）。累積虫数の増加による穂のCGRの減少率は、地上部CGRの減少率にくらべて小さく、簡単な乾物収支モデル(TAKAMI et al., 1990)を用いて検討したところ、トビイロウンカの吸汁が水稻の同化産物の穂への移行を阻害している証拠は得られなかった。また加害量の多かった区は坪枯れ状態になったが、その区でも、穂への蓄積量は乾物収支モデルから予想される直線から大きく離れてはいなかった。この理由として吸汁による同化産物の移行阻害は群落規模の単位ではあらわれにくいことや、調査間隔を2、3週間として解析を行っているため、短期間の変化を検出できにくいことが考えられた。

九州地域ではセジロウンカの発生ピークは第2世代になることが知られていた（久野，1968）が、飛来量の増加とともに成幼虫のピーク世代が第1世代となる年が多くなった（II-4）。III-2-1）において、セジロウンカの幼穂形成期の加害量が、籾数を通じて収量に影響することが明らかになった。また第1世代発生時期に防除を行わなかった場合、飛来世代を想定した7月上旬放飼区の密度と、第2世代に相当する8月上中旬の成幼虫数の密度が逆転した。このことは、II-4で示された、セジロウンカの飛来量とその後の増殖率との間の密度依存的な関係を、実験的に証明したことになった。セジロウンカによる吸汁加害が水稻収量に与える影響を予測するためには、セジロウンカの個体数変動と水稻生育ステージを同時に考慮することの重要性が示された。

水稻の生育初期に加害するイネミズゾウムシやイネクビホソハムシに関する被害解析は、東日本で行われた試験が多い（都築ら，1983ab；小山，1978；小嶋・江村，1979など）。それらの例では初期加害の収量への影響は、穂数の減少として現れることが多いが、被害区での有効茎歩合や一穂籾数の増加など、いわゆる補償作用が生じることも知られている（都築ら，1983a）。III-2-1）および2）では、飛来侵入世代における葉鞘変色にともなう成育遅延が、生育が進むにつれて回復することを示したが、このような被害の回復過程の要因については明らかにできなかった。分光反射特性を利用した水稻群落の被害の回復過程の追跡は、肥培管理技術などと組み合わせられて、今後重要なモニタリング手法となっていくと思われる。

セジロウンカの吸汁加害量を虫体の乾物増加量として、また水稻生育への影響

を乾物重および葉面積の減少量として捉えることで、両者の定量的な関係を表すことができた(III-2-3)。この結果は害虫管理技術として、作物生育モデルや害虫動態モデルを応用する際のパラメータとして利用できると考えられる。しかし、吸汁加害により生じた乾物重の減少が、収穫期までどのように影響するかについては、実測値は得られていない。またウンカ類の篩管液吸汁量は水稻の生育状態やウンカの種類によっても異なる(寒川, 1970; 1992)。イネウンカ類の吸汁による加害の定量化をさらに進めるためには、乾物収奪量に関する種間の差異、あるいはアルファルファと*E. fabae*の系で行われているような、イネウンカ類の吸汁に対する水稻の生理的反応(光合成能力、同化産物の転流・分配、呼吸量)の変化を解析する必要がある。

IV 総 合 考 察

本研究では、長距離移動性イネウンカ類であるトビイロウンカおよびセジロウンカについて、近年の発生動態の変化とその要因を明らかにするとともに、九州地域の普通期水稻を対象として、両種の加害時期とそれによる被害の実態を定量的に解析した。以下に得られた結果を要約するとともに、害虫管理技術への応用あるいは今後の展開について述べる。

発生動態

予察灯誘殺数の長期変動解析から、1970年代後半から1980年代の特徴として、セジロウンカの飛来量の増加、ならびにトビイロウンカの飛来量およびその後の発生量の年次変動の増大が抽出された。このうちトビイロウンカの飛来量の年次変動の増大は、本研究で新しく指摘された点である。両種飛来量の変化には、中国大陆でのハイブリッドライスの作付面積の増大など飛来源での栽培環境の変化が大きく寄与していることが推察された。

飛来侵入量の変動をもたらす気象条件として、SEINO et al.(1987)によって抽出された「下層ジェット」と呼ばれる梅雨期に特徴的な強風領域の発達条件を、全国の予察灯誘殺数などと突き合わせることで、梅雨期におけるイネウンカ類の飛来侵入時期や飛来侵入領域は、下層ジェットの発達時期や発達領域により規定されることが明らかになった。また水田内への飛来侵入動態も下層ジェットの発達時期に依存していた。水田内への侵入量は予察灯の解析からも示されたように、1960年代に筆者と同一場所で行った調査結果（久野，1968）に比較してトビイロウンカで6倍、セジロウンカで23倍に増加していた。水田に侵入した長翅型雌成虫は定着後産卵を開始するが、セジロウンカでは産卵後も飛翔分散を行っている可能性が示された。飛来侵入量の増加に対応した増殖世代の発生動態の変化はセジロウンカで顕著であり、1960年代には密度ピークは通常第2世代になったが、筆者の調査では第1世代がピークになることが多かった。トビイロウンカでは各世代の密度レベルは1960年代の6～10倍になったが、基本的な発生パターンに変化はみられなかった。また、どちらのウンカも増殖率の密度依存的減少が飛来侵入世代から観察された。さらに1987年のようにピーク世代が第2世代となり、出穂後個体数が減少する年もあった。

このような発生動態の変化は、すでに末永・中塚(1958)が予察灯誘殺数を用いて、イネウンカ・ヨコバイ類の発生型の地域性として示している。さらにこれについて久野(1968)は「個体群レベルの特性とは本来その種がもつ生理的諸性質とその生息環境の物理的、生物的諸条件とのバランスの上に定まっている」として、同種の個体群特性に地域間の違いがみられることは「むしろ当然」とであると指摘

している。本研究では末永・中塚(1958)が発生動態の地域的変動としていたものが、年次間の変動として同じ地域内で起こっていることが示された。

個体群特性の地域的あるいは年次的な変動を規定する最大の要因として、飛来侵入密度が挙げられる。セジロウンカでは、1960年代とピーク世代が異なるものの、8月末には個体群密度が急速に低下し、出穂期以降の発生がほとんどみられなくなる点については共通していた。この結果から本種は水稻の生育ステージが進むと、トビイロウンカにくらべて急速に移出する個体の割合が増加することが推察された。しかし近年行われたセジロウンカの全国での発生動態調査を概観すると、必ずしも発生パターンは共通ではない。たとえば北陸地方では出穂期以降の増殖により、稲が枯死するほどの密度に達することが知られている(松村、1992)が、九州地域でも作付時期によっては、飛来後の増殖世代発生時期が出穂後になる場合もあるにもかかわらず、北陸地方と同様な現象は報告されていない。このことはイネウンカ類の発生動態の地域的、年次的変化を考察する場合、栽培環境や水稻品種とイネウンカ類との相互作用を含めなければならないことを示唆している。水稻品種とイネウンカ類との関係は、いままでおもに抵抗性品種の育成に関連して詳しく研究が進められてきたが、寒川(1991)によって発見された日本型品種におけるセジロウンカ卵の高率な死亡のように、従来感受性と考えられていた品種の中にウンカ類の増殖率を下げる要因を含んだものが存在する場合も知られてきた。本研究で用いたレイハウでも、両種ウンカの増殖率は稲の生育ステージが進むとともに低下しており、水稻の生理的な変化とそれがウンカ類の動態へ及ぼす影響(産卵数、幼虫生存率、成虫の翅型など)をさらに追求する必要がある。

田中(1989)は水田におけるクモ類の役割を考察し、餌であるイネウンカ・ヨコバイ類の密度変化に対する捕食者の個体当たり捕食数の変化、いわゆる天敵類の機能の反応が密度依存的な反応を示すことが少ないため、餌種の増加によるクモ類の個体数増加、いわゆる数の反応、との組合せで評価すべきであることを述べている。またそのためには、両者の分布集中度や餌種の活動性などに留意する必要があることを述べている(田中、1989)。本研究では、水田内における天敵類の機能の反応に関する調査を行っていないが、数の反応は捕食性天敵3種とも飽和的であった(第2-32図)。さらに捕食性天敵とイネウンカ・ヨコバイ類の分布相関を調べた結果、カタグロミドリメクラガメとトビイロウンカの空間分布が密接に重なりあっていることが示された。また熱帯における天敵類の密度やその評価と筆者の調査結果との比較から、移植後早い時期の天敵類の密度上昇がイネウンカ類の密度抑制につながる可能性が示唆された。捕食者の侵入を増加させるような栽培技術の開発が今後必要と思われる。

シヘンチュウのトビイロウンカに対する寄生ピークは寄主の第2世代にほぼ限定されているが、その寄生率は他の寄生者の値にくらべて高く、かつ非常に斉一であった。これはシヘンチュウが寄主の発生動態とは独立に、代かきあるいは移植後の日数に依存して発生しているためではないかと考えられた。シヘンチュウによるトビイロウンカの密度抑制効果を高めるには、耕種法の改良などによりシヘンチュウの寄生可能期間の幅を広げることが必要であろう。

被害解析

イネウンカ類のように水稻生育の全期間にわたって存在する害虫による被害解析では、個体数変動を明らかにするとともに、水稻の生育段階と害虫の加害時期および加害形態と関係付けながら把握することが必要である。第II章における個体群動態の解析から、筆者が対象とした九州北部の普通期水稻において、トビイロウンカでは出穂期以降の第3世代の吸汁加害が問題とされ、セジロウンカでは飛来侵入世代雌成虫の産卵による葉鞘変色と、分けつ盛期から幼穂形成期における成幼虫の吸汁加害の重要性が抽出された。各加害時期および加害量的水稻生育に与える影響を動的に解析するために、トビイロウンカでは出穂期以降の、成幼虫の空間分布と被害発生との関係および、穂への乾物蓄積過程に吸汁加害が及ぼす影響を解析した。セジロウンカでは、葉鞘変色は水稻の生長とともに影響が少なくなることを茎数だけでなく、葉面積や乾物重の変化からも明らかにするとともに、吸汁加害の水稻生育に与える影響を解析した。

イネウンカ類の吸汁加害により水稻が受ける影響は、1)同化産物の植物体外への排出という直接害の他に、2)同化産物の移行阻害、3)光合成能力の低下、4)呼吸量の増加などによる間接害が考えられる。1)についてはウンカが吸汁後に排泄する甘露の乾物重量から推定が可能である。セジロウンカの幼虫による加害では、吸汁量より推定された乾物収奪量の4倍以上の乾物減少が引き起こされていた。この要因について本研究では、吸汁により3)が起きていることは示されたが、2)については間接的に示唆されたにとどまり、4)については測定を行えなかった。植物が昆虫や他の動物によって体の一部を摂食された場合、その後の生長に変化がなかったり、あるいは通常より良好な生育を示す現象が補償作用として知られている。PEDIGO et al.(1986)は、害虫の加害による作物の反応の違いから、害虫密度と収量反応曲線の分類を行った。しかし、実際に害虫の加害により作物がどのような反応を起こしているかは、単に収量の増減だけでは理解できない。上記2)~4)のような反応の変化を追跡することは、作物被害の解析を進めていく上で重要と思われる。補償作用には、群落内の一部の個体の生長の遅れを他の個体の生長で補う場合も含まれる(LITSINGER, 1991)。害虫の空間分布の解析はこのような補償作用の大きさを評価する場合に重要な要素となる。

モニタリング技術

害虫の発生時期、発生量および作物成長のモニタリングは、害虫管理技術の重要な柱である。現在、850hPa面の風向風速データの解析によるイネウンカ類の飛来侵入時期、地域の予測は、農林水産省植物防疫課により農作物有害動植物発生予察事業に取り入れられ、オンラインシステムにより全国の病虫害防除所で利用が可能となった。風向風速図からは気流の経路が読み取れるため、単にわが国への飛来時期やその範囲だけでなく、飛来ルートが推定可能である。そのため飛来源とみなされる地域の作付状況、ウンカの品種加害性や発生量の情報などを利用することができれば、各飛来時期の飛来個体群の特性や飛来量の予測が可能となる。日本海沿岸の島根県から北陸地方にかけて、セジロウンカが梅雨明け後に飛来侵入することがあり、その後の個体群動態への影響が考察されている（野田、1987b；松村、1992）。このような場合も、侵入したセジロウンカが周辺の水田からの分散によるものか、西日本あるいは海外からの長距離移動によるものかについて、気流の解析からの判定が可能である。高層の気流の解析は、梅雨期のイネウンカ類だけでなく、長距離移動すると考えられる他の昆虫類の移動経路、あるいは侵入地域の推定に有効である。すでに筆者が第Ⅱ章で利用した気流の解析ソフト（渡邊ら、1988、1990）を利用して、アワヨトウ（北村・斉藤、1988）、シロイチモジヨトウ（宮下ら、1991）、牛流行熱の媒介者であるヌカカ（OGAWA、1992）などのわが国への侵入経路の推定がなされた。

上記オンラインシステムでは、200地点以上の予察灯などによるイネウンカ類の日別誘殺数も利用が可能である。ヨーロッパでは害虫の発生量や分布を地図上にプロットし、個体群変動を面的に捉えるいわゆるマッピング手法が利用されており（WOIWOD and TATCHELL、1984）、これに地形、土質、利用形態などの地理情報を組み合わせて解析する試みも盛んになってきつつある（LIEBHOLD et al.、1993）。

地域（たとえば県単位）における水稻害虫の発生実態調査の標本抽出手法は、高木ら（1962）の研究により確立されたが、那波（1994）はこれにより得られたデータの量と質が、近年における水稻栽培や農業環境の変化に対応しているかを、標本の抽出方法だけでなく、密度推定の方法や推定精度について検討する必要があることを指摘している。密度の推定精度や調査方法は、目的により変化する。たとえばⅢ-1-1）（第3-4図b）で示したように、トビイロウンカにより水田に枯死株が5%出現するP3密度の変動幅は、飛来侵入世代の密度変動幅にくらべて非常に小さい。このことは坪枯れの発生予測に関しては、飛来侵入世代の密度推定の精度は、増殖世代の推定精度にくらべて低く設定しても問題ないことを意味する。モニタリング手法の改良、開発に先立ち、まずモニタリングの目的と精度を明確にすることが必要である。とくに品種、作型、品質等が多様化している現時

点において、モニタリングや防除のコストを検討する場合、この点は重要である。

イネウンカ類による水稻の加害量および水稻の生育への影響のモニタリングは、肉眼では困難である。III-2-2) で利用した分光反射特性は、さまざまなストレスに対する植物の反応を非破壊、非接触で定量的に測定する有効な手段である。害虫による植物の応答の種類(葉温、葉色の変化、乾物重の減少など)を明らかにし、測定波長や推定式の選定を的確に行うことで、害虫による作物被害推定法として利用範囲が広がるものと思われる。

イネウンカ類の個体群動態および水稻被害のモデル化

発生動態のモデル化は、発生動態の記述や防除技術の評価、あるいは害虫管理技術の普及や教育に有効な手法である(NORTON et al., 1991)。KENMORE(1980)はフィリピンにおいて、トビイロウンカの個体数変動のシミュレーションモデルを作成し、水稻生育モデルと組み合わせて被害量の説明を試みた。CHENG and HOLT(1990)は、温帯である中国揚子江河口域の第2期作水稻におけるトビイロウンカのシミュレーションモデルを作成し、感度分析を行うとともに薬剤防除時期や防除回数の評価を試みた(CHENG et al., 1990)。さらに彼らはこのシミュレーションと害虫防除担当者の知識ベースを組み合わせた防除戦略のエキスパートシステムを構築した(HOLT et al., 1990)。同一地域内にさまざまな品種、作型が混在する場合、それぞれに対応した害虫の個体数変動調査やその要因解析は労力的に不可能であり、仮に行ったとしても結果が得られた頃には、品種、作型が変化している可能性も大きい。わが国の水稻栽培環境は、高品質、低コスト化が叫ばれる中まさにそのような状態にある。基本的な発生動態のモデル化に現場における経験とを組み合わせた上記のエキスパートシステムは、防除指針や防除技術の普及を進めるうえでわが国でも有効な手法と思われる。このような発生動態のモデル化を通じて害虫の加害時期と加害量を明らかにすることは、被害解析あるいは被害発生予測を行ううえで不可欠の手順といえよう。

近年、水稻の生理生態的プロセスを組み込んだ、水稻の成長モデルが構築されつつある。それらには生理的なプロセスをなるべく詳細に記述しようとする試みと、簡略化できるところはなるべく単純化しようとする試みがみられる(高見・小林, 1994)。被害解析にこれらのモデルを利用して行くためには、まずさきに述べた加害に伴う間接的被害の測定とともに、それらが収量に及ぼす影響、関係式の構築が必要となる。さらに組み込むことができるモデルの選択、あるいは改変を行う必要がある。適切な単純化と仮説の組み込みにより、どのような生理的变化が作物生育および収量に重要であるかを推定することもモデル化の効用であり、被害解析の実験計画および測定項目の選択につながる。

気象変動は作物生産量の変動を規定する最大の要因であり、その変動幅の予測

は栽培技術の向上、あるいは品種の選定上重要な意味を持つ。堀江(1993, 1994)は、炭酸ガスの増加とそれに伴う地球温暖化、あるいは低温などの異常気象現象による水稻収量の変動性の大きさを、水稻生育モデルを用いて推定した。害虫の加害による作物生育および収量変動の大きさを、気象およびその他の要因による変動の大きさと分離して比較することは、作物栽培における害虫管理への投資量の最適化をはかるうえで重要なアプローチであり、今後モデルの構築を中心に研究手法を発展させる必要がある。

V 要 約

トビイロウンカおよびセジロウンカは、わが国西南暖地の水稻における最重要害虫である。両種はイネ単食性で日本では越冬できず、毎年梅雨期におもに中国大陸から飛来侵入する長距離移動性イネウンカ類である。両種については、総合的害虫管理技術の開発が求められている。しかし発生動態の変化が指摘されているにもかかわらず、近年精密な動態研究がなされておらず、また動的な被害解析も行われていない。そこで本研究では、まずトビイロウンカとセジロウンカの発生動態および長距離移動の実態を両種を対比させながら解明した。さらに、両種の発生動態を踏まえた被害解析を行った。主要な結論を以下に要約する。

イネウンカ類の発生動態

1. 予察灯誘殺数による年次間変動解析

1951～1990年の予察灯の日別誘殺数の解析から、1970年代後半から1980年代の特徴として、セジロウンカの飛来量の増加、ならびにトビイロウンカの飛来量およびその後の発生量の年次変動の増大が抽出された。回帰分析の結果から、両ウンカとも飛来侵入世代の増加に対して増殖率の低下が認められた。セジロウンカでは1980年代の回帰係数の絶対値は他の年代より大きく、増殖率の密度依存的低下がもっとも強かった。トビイロウンカでは他の年代にくらべて、1980年代の増殖率が低い傾向にあった。各世代の誘殺数の対数値を用いた主成分分析の結果から、両ウンカとも発生パターンを3群に分けることができた。群I、IIは飛来侵入世代の誘殺数は同程度だが後半の世代の増殖率が大きく異なった。その要因としてトビイロウンカでは飛来開始時期の早晚と8月の気温が、セジロウンカでは9月の降水量が影響することが示された。群IIIは他の2群にくらべて飛来量は非常に多いが、その後の増殖率が上がらないパターンを示した。1980年代の主成分特性値は非常に極端な値を示すことが多かった。

2. 飛来侵入世代の動態

飛来侵入時期の変動をもたらす気象条件として、SEINO et al.(1987)によって抽出された「下層ジェット（梅雨前線の南側に出現し、高度1000～3000mに風速の中心域を持つ南西方向の強風域）」の発達時期および発達領域と全国の予察灯誘殺数の分布および九州地域におけるネットトラップなどの捕獲パターンとを突き合わせた結果、梅雨期におけるイネウンカ類の飛来侵入時期や飛来侵入領域は、下層ジェットの発達時期や発達領域により規定されることが明らかになった。

水田内への飛来侵入時期および侵入密度動態も下層ジェットの発達時期および発達期間の長さに依存していた。水田への飛来侵入量は、1960年代に比較してト

ビイロウンカで6倍、セジロウンカで23倍に増加していた。水田内の稲株を単位とした空間分布は、トビイロウンカではランダム分布とみなされたのに対して、セジロウンカでは80%以上のケースで集中分布と判定された。水田に侵入したセジロウンカの長翅型雌成虫は産卵後も飛翔分散を行っている可能性が示された。飛来成虫に対する寄生性天敵類の寄生率は、イネウンカ類の飛来侵入量の年次変動にくらべてきわめて安定していた。

3. 増殖世代の動態

1) 発生消長および世代密度の変動

1987～1991年の5年間、水田内における飛来侵入後の両種の個体数変動を天敵類の変動とあわせて調査し、両種の比較および久野(1968)による1960年代の結果と比較を行った。トビイロウンカの各世代の密度は、1960年代の6～10倍に増加したが、5年間のうち4年は第3世代に密度ピークを持つという、基本的な発生パターンを示した。1987年はピーク世代が第2世代となり、出穂後個体数が減少した。セジロウンカのピーク世代は1960年代では第2世代であったが、本調査では5年間のうち3年は第1世代がピークになり、残りの2年は第1世代と第2世代の密度が同程度になった。第1世代の平均密度は1960年代の約40倍となった。ピーク世代どうしを比較すると約10倍に増加した。

ピーク世代の密度変動を説明する要因として、1987年を除いた場合、飛来侵入世代の密度変動が抽出された。また1960年代にくらべてピーク世代の密度変動に対する増殖率の変動の寄与率が大きくなった。これは増殖率の密度依存的な減少によるものと思われた。

両種とも雌成虫から次世代若齢幼虫への増加率は世代とともに減少し、若齢幼虫から雌成虫への減少率が増大した。セジロウンカのこれらの変化率はトビイロウンカにくらべて大きいため、飛来侵入世代で50倍あったトビイロウンカとの密度の違いが第2世代以降逆転した。

2) 変動要因の解析

翅型発現：各世代の平均密度に対する短翅雌率は、トビイロウンカでは1960年代と同様に、密度増加に応じて直線的に減少した。セジロウンカの短翅発現率は常に低く、第1世代から80%以上が長翅型となった。

日当り生存率：両種とも長翅型では稲の生育が進むにつれて、移出する割合が高くなり、みかけの生存率が低下した。セジロウンカでは密度に依存してみかけの生存率が低下した。トビイロウンカの短翅型では、生存率の世代や密度に依存した変化はなかった。

日当り産卵数：トビイロウンカの日当り産卵数は、短翅型、長翅型どちらも第2世代以降に第1世代の約60%に減少した。セジロウンカでは、すでに第1世代

から飛来侵入世代にくらべて日当り産卵数が約30%に低下した。

気象要因：増殖率の変動に対する明瞭な関係は得られなかったが、1987年は他の年にくらべて、トビイロウンカ第2世代期間中の平均気温がもっとも低く、降水量は最高であり、低温および多雨が他の年次との変動の違いの要因と考えられた。

3) 天敵類の動態とイネウンカ類の動態への影響

捕食性天敵：観察された主要な捕食性天敵は、クモ類、カタビロアメンボ、およびカタグロミドリメクラガメであった。クモ類は移植後2、3週目頃から急速に増加し、8月頃から指数関数的に増加する傾向があった。密度の年次変動はイネウンカ類にくらべてきわめて安定していた。カタビロアメンボ類は出穂期以降に急速に密度が高くなった。カタグロミドリメクラガメは、密度の年次変動が前2種にくらべて大きく、発生ピークも一定しなかった。捕食性天敵類の密度と、イネウンカ類の増殖率の間には負の傾向がみられたが統計的に有意ではなかった。天敵類と餌種との分布相関を調べた結果、カタグロミドリメクラガメとトビイロウンカとの間に特に強い分布相関がみられた。熱帯地域における個体群動態調査結果との比較から、九州地域における捕食性天敵類のピーク密度は、熱帯における値にくらべて低い値ではないが、イネウンカ類密度に対する抑制効果が明瞭でない理由として、初期密度の低さが考えられた。

寄生性天敵：イネウンカ類成幼虫期の寄生者としてカマバチ、ネジレバネ、およびウンカシヘンチュウが得られた。トビイロウンカでは、成虫、幼虫ともウンカシヘンチュウの寄生率がもっとも高く、第2世代に寄生率のピークがみられ、短翅型成虫では寄生率が70%以上に達した。またセジロウンカの成幼虫期における上記3種の寄生率の大小は年により一定しなかった。おとり法による調査から、卵期にはホソハネヤドリコバチ科の1種 *Anagrus* sp. の寄生がみられた。最高寄生率はトビイロウンカで36%、セジロウンカで50%となったが、通常寄生率は10～20%程度にとどまった。

イネウンカ類による水稲被害の解析

先に得られた個体数変動パターンから、九州北部普通期水稲（6月下旬移植）における両種のおもな加害期間は、トビイロウンカは出穂期以降、セジロウンカは移植から幼穂形成期までであり、この期間の加害形態と水稲の被害量との関係について解析を行った。

1. トビイロウンカ

1) 水田内空間分布と枯死株の発生量との関係

トビイロウンカ増殖世代の空間分布は負の2項分布に適合した。各年次の空間

分布データから負の2項分布の”共通のk”を求め、この値と登熟期の枯死株分布および第3世代の平均密度から、水稻の枯死を引き起こす密度を求めた結果、200～500頭/株が得られた。飛来侵入世代密度と共通のkとの関係式、および第3世代密度から、飛来侵入世代密度が低いほど枯死株が発生する第3世代密度が低いことが明らかとなった。

2) 出穂後の加害量と乾物増加量との関係

水田にトビイロウンカを放飼することにより、密度の異なる区を設定し、穂および地上部乾物重の推移を調査した。収量および地上部の日当り乾物増加量は、積算密度（密度×日数）に応じて直線的に減少した。簡単な乾物収支モデルを適用することにより、トビイロウンカの吸汁加害は穂への同化産物の移行を阻害していないと推察された。

2. セジロウンカ

1) 被害実態の把握

分げつ期から幼穂形成期におけるセジロウンカの加害が水稻の生育および収量に及ぼす影響について、放飼試験により雌成虫の産卵による葉鞘変色と成幼虫による吸汁加害とを区別して調査した。7月上旬に放飼した区では、放飼終了直後から最高分げつ期にかけて、無放飼区にくらべて初期生育が劣った。7月下旬に放飼した場合、区間の生育差はみられなかった。7月上旬放飼区でも8月下旬には生育差はなくなったが、出穂期がその他の区にくらべて1～2日遅れた。収量に大きく影響したのは一穂粒数であり、収量と一穂粒数は第2世代（8月上中旬）の成幼虫の発生量との間に負の相関があった。

2) 飛来侵入世代による加害の定量化と分光反射特性

分げつ期においてセジロウンカ雌成虫の産卵によって生じた葉鞘変色が、水稻の生育に及ぼす影響を調査した。加害終了直後から最高分げつ期にかけて、放飼区では無放飼区にくらべて、また無防除区では防除区にくらべて生育が劣り、茎数、葉面積、乾物重とも低くなった。しかし、最高分げつ期以降、各区間の生育の差は小さくなり、出穂期頃には区間の差はみられなくなった。分光反射率の測定から、近赤外領域の反射率の変化は、LAIが5以下の範囲では、加害を受けた区の葉面積や乾物重の回復過程をよく表すことが示された。

3) 増殖世代による加害の定量化

吸汁加害が水稻生育に及ぼす影響を、ポットに栽培した分げつ期から幼穂形成期の水稻に、0～200頭のふ化幼虫を放飼することにより調査した。羽化直後に回収したセジロウンカの短翅雌成虫の1頭当り乾物重は、放飼密度が高くなるにつれて減少した。雌の短翅率は分げつ期には放飼密度とともに低下したが、幼穂形成期には密度にかかわらず低かった。放飼終了後の水稻の乾物重、葉面積はセジ

ロウンカの乾物生産が増加するにつれて減少した。水稻乾物重の減少割合は、セジロウンカ乾物 1 mg 当り 32.3mg と計算された。葉身の重量比および放飼期間中の葉身への乾物分配率は、セジロウンカ乾物重の増加とともに増加した。最上位展開葉の光合成速度および葉色は、セジロウンカ乾物重が増加すると急速に低下した。セジロウンカのふ化から成虫羽化直後までの、総乾物吸汁量は約 7 mg と推定された。この値はセジロウンカ単位乾物重当りの水稻の乾物減少量の約 22% であり、吸汁加害は直接的な乾物収奪以外に、水稻の乾物生産過程への阻害作用を引き起こしている可能性が示唆された。

謝辞

本研究を取りまとめるに当り、懇切なご指導とご校閲を賜った京都大学農学部久野英二教授に厚くお礼申し上げます。また、本研究は九州農業試験場情報処理研究室寒川一成博士との日々の討議結果を展開させたものであり、研究開始から今日までの一貫したご助言と方向づけがなければ、本研究は生まれなかったと思われる。心からお礼申し上げます。同研究室鈴木芳人博士には、たえず討議に加わっていただくとともに、多くの有益なご助言をいただいた。厚くお礼申し上げます。

本研究の大部分は農林水産省大型別枠研究「長距離移動性害虫の移動予知技術の開発」および大型別枠研究「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究」の一部として実施されたものであり、多くの方々にご指導、ご援助をいただいた。九州農業試験場虫害第1研究室北村實彬博士（現農林水産技術会議事務局）、虫害第3研究室平井剛夫博士（現蚕糸・昆虫農業技術研究所）には、研究開始にあたって貴重なご助言をいただいた。飛来侵入に関する気象解析およびデータベースの構築は、九州農業試験場農業気象研究室清野 豁博士（現農業環境技術研究所）との共同研究であり、たえず貴重なご指導をいただいた。鹿児島県農業試験場深町三朗氏（現日本農業株式会社）、長崎県総合農林試験場小川義雄氏、熱帯農業研究センター沖縄支所鶴町昌市氏（現九州農業試験場害虫制御研究室）には、イネウンカ類のトラップ調査を通じて貴重なご助言をいただいた。水田内のイネウンカ類および天敵類の動態解析は、九州農業試験場害虫制御研究室田中幸一博士との共同研究であり、圃場調査法から解析全般にわたってたえずご助言をいただいた。被害解析では、九州農業試験場気象特性研究室山本晴彦博士（現山口大学農学部）に物質生産、光学的計測法に関するご指導をいただいた。以上の方々に深く感謝申しあげる。

本研究を進める過程で、恩師である高橋史樹広島大学名誉教授（現大阪商科大学）には、終始暖かいご支援とご助言をいただいた。広島県立農業技術センター那波邦彦博士、愛媛大学農学部日鷹一雅博士、北陸農業試験場松村正哉氏には、研究開始から絶えず討議を行っていただき、貴重なご意見をいただいた。九州農業試験場害虫行動研究室和田 節博士には、熱帯におけるイネウンカ類の個体群動態調査に参加する機会を与えていただくとともに、天敵類の動態の比較について貴重なご助言をいただいた。同研究室樋口博也氏には、研究課題の設定から絶えず熱心な討議を行っていただいた。また研究の遂行にさいして、元九州農業試験場環境第一部長堀 眞雄博士（現住友化学工業株式会社）、前地域基盤研究部長朽原比呂志博士（現日本植物防疫協会）、現地域基盤研究部長法橋信彦博士には、絶えず暖かいご指導をいただいた。さらに本研究を遂行するにあたって九州

農業試験場の多くの方々に貴重なご意見をいただいた。以上の方々に深く感謝申し上げます。

予察灯資料解析のためのデータベースの構築には、九州農業試験場馬場千津子氏および中村成美氏に多大なご援助をいただいた。水田内の動態調査あるいは被害解析調査は、非常に労力がかかり、個人ですべてを行うことは困難である。九州農業試験場原口平八郎氏、松尾八重子氏、田中美津子氏、中村成美氏、山田礼子氏には、これらの水田内調査、供試虫の飼育、さらには調査データの整理、あるいは調査方法、機器の改良ににいたるまで、多大なご助力をいただいた。これらの方々のご支援がなければ、本研究の遂行は不可能であった。ここに記して厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 阿部芳彦・小山健二(1991) クロハラカマバチ *Haplogonatopus atratus* ESAKI et HASHIMOTO (Hymenoptera: Dryinidae)の発生形態および産卵特性. 応動昆 35:57-63.
- AKIYAMA, T. (1973) Ageostrophic low-level jet stream in the Baiu season associated with heavy rainfalls over the sea area. *J. Meteorol. Soc. Japan* 51:205-208.
- 秋山 侃・芝山道郎・山形与志樹・加藤 肇(1987) 圃場用分光センサによる作物の各種ストレスの検出 I. イネいもち病の病勢進展と分光反射スペクトルの経時変化. 日作紀 56(別1):190-191.
- AHERN, F. J. (1988) The effects of bark beetle stress on the foliar spectral reflectance of lodgepole pine. *Int. J. Remote Sensing* 9:1451-1468.
- ANSCOMBE, F. J. (1950) Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distribution. *Biometrika* 37:358-382.
- 朝比奈正二郎・鶴岡保明(1968) 南方定点観測船に飛来した昆虫 第2報. *Kontyu* 36:190-202.
- 伴 幸成・桐谷圭治(1980) 水田の水性昆虫の季節的消長. 日生態会誌 30:393-400.
- BARLOW, C. A., P. A. RANDOLPH and J. C. RANDOLPH (1977) Effects of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), on growth and productivity of pea plants, *Pisum sativum*. *Can. Entomol.* 109:1491-1502.
- BLISS, C. I. and A. R. G. OWEN (1958) Negative binomial distribution with a common k. *Biometrika* 45:37-58.
- CARINO, F. O., P. E. KENMORE and V. A. DYCK (1979) The FARMCOP suction sampler for hoppers and predators in flooded rice fields. *Int. Rice Res. Newsl.* 4(5):21-22.
- CHANG, P. M. (1980) Constraints to the implementation of integrated pest control of paddy insect pests in Malaysia. In: *Proceedings of a Symposium on Tropical Agriculture Research, Kyoto, August 6-7, 1980. Tropical Agriculture Research Series, Japan*, 14:101-106.
- CHELLIAH, S. and E. A. HEINRICH (1980) Factors affecting insecticide-induced resurgence of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* on rice. *Environ. Entomol.* 2:773-777.
- CHENG, J. A. and J. HOLT (1990) A systems analysis approach to brown planthopper control on rice in Zhejiang province, China. I. Simulation of outbreaks.

- J. Appl. Ecol.* 27:85-99.
- CHENG, J.A. G.A. NORTON and J. HOLT (1990) A systems analysis approach to brown planthopper control on rice in Zhejiang province, China. II. Investigation of control strategies. *J. Appl. Ecol.* 27:100-112.
- CHENG, S.N., J.C. CHEN, H. SI, L.M. YAN, T.L. CHU, C.T. WU, J.K. CHIEN and C.S. YAN (1979) Studies on the migration of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL. *Acta Entomol. Sinica* 22:1-21.
- CHOI, J.S., H.G. GOH, K.B. UHM, K.M. CHOI and C.Y. HWANG (1992) Life cycle of the mirid predator, *Cyrtorhinus lividipennis* REUTER, (Hemiptera: Miridae). *Korean J. Appl. Entomol.* 31:492-495.
- CHOO, H.Y., H.K. KAYA and J.B. KIM (1989) *Agamermis unka* (Mermithidae) parasitism of *Nilaparvata lugens* in rice fields in Korea. *J. Nematology* 21:254-259.
- COOK, A.G. and T.J. PERFECT (1985a) The influence of immigration on population development of *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* and its interaction with immigration by predators. *Crop protection* 4:423-433.
- COOK, A.G. and T.J. PERFECT (1985b) Seasonal abundance of macropterous *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* based on presumptive macroptery in fifth-instar nymphs. *Ecol. Entomol.* 10:249-258.
- COOK, A.G. and T.J. PERFECT (1989) The population characteristics of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, in the Philippines. *Ecol. Entomol.* 14:1-9.
- DYCK, V.A., B.C. MISRA, S. ALAM, C.N. CHIEN, C.Y. HSIEH and R.S. REYES (1979) Ecology of the brown planthopper in the tropics. In: *Brown planthopper: Threat to rice production in Asia*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines p.61-98.
- 遠藤正造 (1989) ウンカ類の殺虫剤感受性の変遷. 植物防疫 43:517-521.
- 江崎悌三・橋本土郎 (1937) 浮塵子に関する研究成績第1報. 浮塵子の生態及び天敵. 農林省農政局農事改良資料 第127号 135 p.
- FLINN, P.W., A.A. HOWER and D.P. KNIEVEL (1990) Physiological response of alfalfa to injury by *Empoasca fabae* (Homoptera:Cicadellidae). *Environ. Entomol.* 19:176-181.
- 胡 国文・唐 健・湯 金儀 (1992) 中国におけるセジロウンカの発生状況. 植物防疫 46:2-8.
- 藤田謙三・土岐昭男・藤村建彦 (1972) イネクビボソハムシによる加害が稲の生育ならびに米の品質に及ぼす影響. 北日本病虫研報 23:133.

- GUTIERREZ, A.P., J.U. BAUMGAERTNER and K.S. HAGEN (1981) A conceptual model for growth, development, and reproduction in the ladybird beetle, *Hippodamia convergens* (Coleoptera: coccinellidae). *Can. Entomol.* 113:21-33.
- 八谷和彦(1989) 生育初期の切葉処理が寒地水稲の生育と収量におよぼす影響. 応動昆 33:51-56.
- HEONG, K.L. (1982) Population model of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (STÅL). *MARDI Res. Bull.* 10:195-209.
- HEONG, K.L., S. BLETH and A.A. LAZARO (1990) Predation of *Cyrtorhinus lividipennis* REUTER on eggs of the green leafhopper and brown planthopper in rice. *Res. Popul. Ecol.* 32:255-262.
- 日鷹一雅(1990) 自然農法稲作と慣行集約的農法稲作における生物群集の構造および機能の解明. 広島大学学位論文 152 p.
- HINCKLEY, A.D. (1963) Ecology and control of rice planthoppers in Fiji. *Bull. Entomol. Res.* 11:33-42.
- 平野耕治(1988) 北日本のツマグロヨコバイ大発生機構. 植物防疫 42:2-8.
- 平尾重太郎(1972) 本田におけるセジロウンカおよびトビイロウンカの発生動態と防除時期. 中国農試報告 7:19-48.
- 平尾重太郎(1989) マレーシアにおけるイネウンカ類の発生動態. 植物防疫 43:198-200.
- 平尾重太郎・伊藤清光(1980) 1974年梅雨期東シナ海におけるイネウンカ類の採集記録. 応動昆 24:121-124.
- HIRAO, J., S. OYA and H. INOUE (1987) Transmission of rice grassy stunt virus (RGSV) by the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL. (Hemiptera: Delphacidae). *Bull. Kyushu Natl. Agric. Exp. Stn.* 24:307-337.
- HOKYO, N. and K. KIRITANI (1967) A method for estimating natural survival rate and mean fecundity of an adult insect population by dissecting the female reproductive organs. *Res. Popul. Ecol.* 9:130-142.
- HOLT, J., A.G. COOK, T.J. PERFECT and G.A. NORTON (1987) Simulation analysis of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) population dynamics on rice in the philippines. *J. Appl. Ecol.* 24:87-102.
- HOLT, J., CHIENG, J.A. and G.A. NORTON (1990) A systems analysis approach to brown planthopper control on rice in Zhejiang province, China. III. An expert system for making recommendations. *J. Appl. Ecol.* 27:113-122.
- 堀江 武(1993) 温室効果による気候変動と作物生産への影響. 農業および園芸 68:258-263.

- 堀江 武(1994) 人類の生存と生物生産. [1] ー大気環境の変動および変化と食料生産ー 農業および園芸 69:669-676.
- HUFFAKER, C.B ed.(1980) *New technology of pest control*. New York:JOHN WILEY & SONS, 500p.
- 飯富曉康(1987) 晩植イネにおけるセジロウンカの増殖. 北日本病虫研報 38:92-95.
- 飯富曉康 (1992) 秋田県におけるセジロウンカ個体群の最近の発生動態. 植物防疫 46:206-208.
- 飯富曉康・土橋 茂・佐藤幸夫(1984) 秋田県におけるセジロウンカ個体群密度の季節的推移. 北日本病虫研報 35:75-78.
- 飯富曉康・児玉浩一(1989) セジロウンカ個体群の増殖型とその予測. 北日本病虫研報 40:91-94.
- 今村重元(1932) 二化螟蟲及びウンカに寄生する絲片蟲(2). 應用動物學雜誌 4:176-179.
- 井上栄明・田中 章(1991) 施肥体系の異なる水田でのセジロウンカによる生育障害. 九病虫研会報 37:87-90.
- ITO, Y. and T. JOHRAKU(1982) Differences in population dynamics of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* UHLER, (Hemiptera: Deltocephalidae) in two districts of Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 17:337-349.
- 糸賀繁人・酒井久夫(1953) セジロウンカの被害解析. 九州農業研究 12:114-116.
- 糸賀繁人・酒井久夫(1954) セジロウンカの被害解析(第2報). 九州農業研究 14:225-227.
- IWANAGA, K., S. TOJO and T. NAGATA(1985) Immigration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, exhibiting various responses to density in relation to wing morphism. *Entomol. exp. appl.* 38:101-108.
- IWANAGA, K., F. NAKASUJI and S. TOJO(1987) Wing polymorphism in Japanese and foreign strains of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. exp. appl.* 43:3-10.
- IWAO, S.(1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10:1-20.
- 巖 俊一(1971) 生命表(3)(4) 植物防疫 25:379-385, 497-501.
- IWAO, S.(1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18:243-260.
- 巖 俊一・桐谷圭治(1973) 総合防除の理論. 総合防除(深谷昌次・桐谷圭治

- 編), 東京: 講談社, pp.39-96.
- 城野 晋(1963) トビイロウンカの翅型決定に関する密度効果の分析. 応動昆 7:45-48.
- 常楽武男・関口 亘・嘉藤省吾・成瀬博行・今井富士夫・若松俊弘(1983) 北陸地方におけるツマグロヨコバイの個体数変動. 応動昆 27:146-151.
- 鹿児島県農試(1993) 移動性害虫迅速予察に関する研究. 移動性害虫迅速予察推進事業及び農作物有害動植物発生予察事業調査成績書. 115 p.
- 鎌田直人(1990) 森林食葉性害虫の管理に対する衛星データの利用. 日本リモートセンシング学会誌 10:397-403.
- 片山栄助(1975) 稲のウンカ類およびツマグロヨコバイの卵巣発育と交尾との関係. 応動昆 19:176-181.
- 片山栄助(1987) 予察灯で採集したウンカ・ヨコバイ類の卵巣発達程度と交尾個体の割合. 応動昆 31:264-266.
- 加藤陸奥雄(1953) 作物害虫学概論. 東京: 養賢堂, 306p.
- 川原幸夫・桐谷圭次・笹波隆文・中筋房夫・大熊千代子(1969) 水田におけるクモの種類相と個体数の季節的消長. 四国植防研究 4:33-44.
- 川原幸夫・桐谷圭次・垣矢直俊(1974) キクズキコモリグモの個体群生態. 高知農技研報告 6:7-22.
- 川原幸夫(1975) コサラグモ類の個体群生態 高知農技研報告 7:53-64.
- KAWAMOTO, H. T. SAITO and K. KIRITANI(1986) A soybean growth model based on compensatory growth following defoliation. *Ecol. Res.* 1:195-206.
- 川本 均(1987) ダイズにおける虫害の解析. 京都大学学位論文 144 p.
- KENMORE, P.(1980) Ecology and outbreaks of a tropical insect pest of the green revolution: the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens* (STÅL). Ph.D. thesis, University of California, Berkeley, USA. 226p.
- KENMORE, P.E., F.O. CARINO, C.A. PEREZ and A.P. GUTIERREZ(1984) Population regulation of the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens* (STÅL) within rice fields in the Philippines. *J. Plant Proc. Trop.* 1:19-37.
- KHOR, K.E. and T.E. CHUA(1986) A rigorous population model for the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL (Homoptera: Delphacidae). *Res. Popul. Ecol.* 28:103-116.
- KIDOKORO, T.(1979) Geographic trend in the annual population fluctuation of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* UHLER (Hemiptera: Deltocephalidae). *Appl. Entomol. Zool.* 14:127-129.
- 岸本良一(1965) トビイロウンカにおける多型現象とそれが個体群増殖の過程で

- 果たす役割. 四国農試報 13:1-106.
- 岸本良一(1975) ウンカ 海を渡る. 東京:中央公論社, 233 p.
- KISIMOTO, R.(1976) Synoptic weather conditions inducing long-distance immigration of planthoppers, *Sogatella furcifera* HORVÁTH and *Nilaparvata lugens* STÅL. *Ecol. Entomol.* 1:95-109.
- KISIMOTO, R.(1977) Bionomics, forecasting of outbreaks and injury caused by the rice brown planthopper. In: *The Rice Brown Planthopper*. Taipei: Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region. pp.27-40.
- 岸本良一(1978) トビイロウンカの要防除密度. 植物防疫 32:313-316.
- KISIMOTO, R.(1979) Brown planthopper migration. In: *Brown planthopper: Threat to rice production in Asia*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines p.113-124.
- 岸本良一・平尾重太郎・平原洋司・田中 章(1982) 沖縄, 奄美, 九州および東シナ海におけるトビイロウンカ, セジロウンカの飛来の同時性. 応動昆 26:112-118.
- 北村實彬・齊藤 修(1987) 北海道におけるアワヨトウの異常発生に関する緊急調査研究成績. 北海道農業試験場 53 p.
- 北村憲二(1987) 島根県におけるウンカ・ヨコバイ類天敵の寄生率の季節的変動. 島根大農研報. 21:155-170.
- 北村憲二・西方陽介(1987) 中国大陆から飛来するウンカ・ヨコバイ類の天敵のモニタートラップによる調査. 島根大農研報. 21:171-177.
- 清田洋次・奥原國英(1990) セジロウンカの被害解析 第1報 水稻生育初期における成虫密度と被害との関係. 九病虫研会報 36:95-96.
- 小葉田 亨・森脇 昇(1990) 登熟期におけるイネの乾物生産速度と穀実生長速度との関係—異なる受光環境下における簡易分配モデルの検討— 日作紀 59:1-7.
- 小林 尚(1961) ニカメイチュウ防除の殺虫剤散布がウンカ・ヨコバイ類の生息密度に及ぼす影響に関する研究. 病虫害発生予察特別報告第6号 農林省振興局植物防疫課 126 p.
- 小嶋昭雄・江村一雄(1979) イネクビボソハムシの要防除密度推定に関する研究 I 被害許容密度の推定. 応動昆 23:1-10.
- 小山重郎(1978) イネクビボソハムシの被害解析. 応動昆 22:255-259.
- 久野英二(1968) 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九州農試彙報 14:131-246.
- KUNO, E. and N. HOKYO(1970) Mean longevity of adults in a field population of the

- brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL (Hemiptera: Delphacidae), as estimated by HOKYO and KIRITANI's method. *Appl. Entomol. Zool.* 5:225-227.
- KUNO, E. and V. A. DYCK (1985) Dynamics of Philippine and Japanese populations of the brown planthopper: Comparison of basic characteristics. *Chinese J. Entomol.* 4:1-9.
- KUSMAYADI, A., E. KUNO and H. SAWADA (1990) The spatial distribution pattern of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* STÅL (Homoptera: Delphacidae) in west Java, Indonesia. *Res. Popul. Ecol.* 32:67-83.
- LECKIE, D. G., D. P. OSTAFF, P. M. TEILLET and G. FEDOSJEVS (1989) Spectral characteristics of tree components of balsam fir and spruce damaged by spruce budworm. *Forest Science* 35:582-600.
- LIEBHOLD, A. M., R. E. ROSSI and W. P. KEMP (1993) Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 38:303-327.
- LING, K. C. (1977) Transmission of rice grassy stunt by the brown planthopper. In: *The Rice Brown Planthopper*. Taipei: Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region. Taipei, pp. 73-83.
- LITSINGER, J. A. (1991) Crop loss assessment in rice. In: *Rice insects: Management strategies*. (E. A. HEINRICH and T. A. MILLER eds.) Springer-Verlag: New York. pp. 1-65.
- LLOYD, M. (1967) 'Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.* 36:1-30.
- 法橋信彦 (1972) ツマグロヨコバイの生活史と個体群動態に関する研究. 九州農試報告 16:283-382.
- MATSUMOTO, S., K. NINOMIYA and S. YOSHIZUMI (1971) Characteristic features of "Baiu" front associated with heavy rainfall. *J. Meteorol. Soc. Japan* 49:267-281.
- 松村正哉 (1992) 北陸地方におけるセジロウンカの発生動態. 植物防疫 46:27-29.
- 松島省三 (1960) 稲作の理論と技術. 東京: 養賢堂, 302p.
- MIURA, T., Y. HIRASHIMA and T. WONGSIRI (1979) Egg and nymphal parasites of rice leafhoppers and planthoppers. A result of field studies in Thailand in 1977. *Esakia* 13:21-44.
- MIURA, T., Y. HIRASHIMA, M. T. CHUIYO and Yau-i CHU (1981) Egg and nymphal parasites of rice leafhoppers and planthoppers. A result of field studies in Taiwan in 1979 (Part I). *Esakia* 16:39-50.

- 宮下和喜(1961) 害虫の大発生年表. 植物防疫 15:75-81.
- MIYASHITA,K.(1963) Outbreaks and population fluctuations of insects, with special reference to agricultural insect pests in Japan. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Series C* 15:99-170.
- 宮下武則・若村定男・渡邊朋也(1991) 予察灯データにみるシロイチモジヨトウの発生経緯. 植物防疫 45:235-238.
- 持田 作・久野英二(1962) ウンカ・ヨコバイ類の予察灯による誘殺数の消長と予察田における棲息数との関係. 九病虫研会報 8:6-9.
- 森 常也・都外川 修(1953) セジロウンカによる水稻幼穂形成期における被害解析. 九州農業研究 12:47-48.
- MOROOKA,S. and S.TOJO(1992) Maintenance and selection of strains exhibiting specific wing form and body colour under high density conditions in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*(Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 27:445-454.
- MOTT,D.G.(1967) The analysis of determination in population systems.
In: *Systems Analysis in Ecology*. (K.E.F.WATT ed.), New York:Academic Press pp.179-194.
- MURAJI,M. and F.NAKASUJI(1988) Comparative studies on life history traits of three wing dimorphic water bugs *Microvelia* spp. WESTWOOD (Heteroptera: Veliidae). *Res. Popul. Ecol.* 30:315-327.
- 那波邦彦(1979) ツマグロヨコバイの吸汁による被害の地域差. 植物防疫 33:200-203.
- 那波邦彦(1988) ツマグロヨコバイの吸汁害に関する研究 III. 穂吸汁加害によるイネの生理的反応. 応動昆 32:31-36.
- 那波邦彦(1991) 近年におけるセジロウンカの多発傾向と増殖パターン.
植物防疫 45:41-45.
- 那波邦彦(1992) 普通期水稻におけるセジロウンカの吸汁被害の解析.
広島農技セ研報 55:7-16.
- 那波邦彦(1994) 発生予察と水稻害虫防除—海外飛来性ウンカ類を例として—
農業および園芸 69:215-223.
- NAGATA, T. and T. MASUDA(1978) Efficiency of sticky boards for population estimation of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*(STÅL)(Hemiptera: Delphasidae) on rice hills. *Appl. Entomol. Zool.* 13:55-62.
- 中須賀孝正(1977) ウンカ・ヨコバイ類を刺食するメクラカメムシ2種について.
九病虫研報. 23:85-88.

- 中筋房夫(1981) 害虫管理とシステム分析. 昆虫学最近の進歩(石井象二郎編) 東京:東京大学出版会, pp.369-383.
- NAKASUJI, F. and V. A. DYCK (1984) Evaluation of the role of *Microvelia douglasi atrolineata* (BERGROTH) (Heteroptera: Veliidae) as predator of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (STÅL) (Homoptera: Delphacidae). *Res. Popul. Ecol.* 26:134-149.
- 内藤 篤(1977) 農作物, 特に飼料作物を加害するヨコバイ類の摂食習性に関する研究 III. 摂食習性と被害—マメノミドリヒメヨコバイの吸害による同化産物の移行阻害. 応動昆 21:1-5.
- 成瀬博行・平野門司(1990) モモハモグリガの生態学的研究. 富山県農技センター報告. 6:1-81.
- NIELSEN, G. R., W. O. LAMP and G. W. STUTTE (1990) Potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) feeding disruption of phloem translocation in alfalfa. *J. Econ. Entomol.* 83:807-813.
- 日本応用動物昆虫学会(1986) 昆虫の世代の呼び方. 応動昆 30:74-75.
- NISHIDA, T., T. WONGSIRI and N. WONGSIRI (1976) Species composition, population trends and egg parasitism of planthopper and leafhopper rice pests of Thailand. *FAO Plant Prot. Bull.* 24:22-26.
- NODA, H. (1986a) Pre-mating flight of rice planthopper migrants (Homoptera: Delphacidae) collected on the East China Sea. *Appl. Entomol. Zool.* 21:175-176.
- NODA, H. (1986b) Damage to ears of rice plants caused by the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 21:474-476.
- 野田博明(1987a) イネウンカ類の吸汁加害—トビイロウンカとセジロウンカの違い—. 植物防疫 41:249-254.
- 野田博明(1987b) セジロウンカの発生推移と水稻の被害. 島根農試研報 22:82-99.
- 野田博明(1988) 1987年のトビイロウンカの発生の特徴 —島根県の場合—. 植物防疫 42:209-212.
- 野村健一(1947) 害虫気象通論 東京:北隆館, 180 p.
- NORTON, G. A., J. HOLT, K. L. HEONG, J. CHENG and D. R. WAREING (1991) Systems analysis and rice pest management. In: *Rice Insects: Management strategies*. (E. A. HEINRICH and T. A. MILLER eds.) New York: Springer-Verlag, pp.275-321.

- OGAWA, T. (1992) Epidemiological investigation of bovine ephemeral fever outbreaks in Kyushu island in Japan during the fall of 1988. *Preven. Vet. Med.* 14:69-76.
- 大串龍 - (1990) 天敵と農薬. 東京: 東海大学出版会, 196p.
- 大久保宣夫(1981) 稲ウンカ類の移動・飛翔の行動学のおよび生態学的研究. 京都大学学位論文 142 p.
- ÔTAKE, A. (1966) Analytical studies of light trap records in the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps*. *Res. Popul. Ecol.* 8:62-68.
- ÔTAKE, A. (1967) Studies on the egg parasites of the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (FALLÉN) (Hemiptera: Delphacidae). I. A device for assessing the parasitic activity, and the results obtained in 1966. *Bull. Shikoku Agric. Exp. Stn.* 17:91-103.
- ÔTAKE, A. (1968) Studies on the egg parasites of the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (FALLÉN) (Hemiptera: Delphacidae). II. Development of *Anagrus* nr. *flaveolus* WATERHOUSE (Hymenoptera: Mymaridae) within its host. *Bull. Shikoku Agric. Exp. Stn.* 18:161-169.
- ÔTAKE, A. (1970) Studies on the egg parasites of the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (FALLÉN) (Hemiptera: Delphacidae). IV. Seasonal trends in parasitic and dispersal activities, with special reference to *Anagrus* nr. *flaveolus* WATERHOUSE (Hymenoptera: Mymaridae). *Appl. Entomol. Zool.* 5:95-104.
- 大矢慎吾・平尾重太郎(1982) 1981年梅雨期東シナ海洋上と北部九州におけるイネウンカ類の飛来状況とその関連性. 九病虫研報 28:117-121.
- PEDIGO, L.P., S.H. HUTCHINS and L.G. HIGLEY (1986) Economic injury levels in theory and practice. *Ann. Rev. Entomol.* 31:341-368.
- PENA, N. and M. SHEPARD (1986) Seasonal incidence of parasitism of brown planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Nephotettix* spp., and white backed planthoppers, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Cicadellidae) in Laguna province, Philippines. *Environ. Entomol.* 15:263-267.
- PENNING de VRIES, F.W.T., D.M. JANSEN, H.F.M. ten BERGE and A. BAKEMA (1989) *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops*. Wageningen: Pudoc, 271p.
- PODOLER, H. and D. ROGERS (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.* 44:85-114.
- RABBINGE, R., E.M. DREES, M. van der GRAAF, F.C.M. VERBERNE and A. WESSELO

- (1981) Damage effects of cereal aphids in wheat. *Neth. J. Pl. Path.* 87:217-232.
- RABBINGE, R., S.A. WARD and H.H.van LAAR eds.(1989) *Simulation and systems management in crop protection*. Wageningen: Pudoc, 420p.
- RIVERA, C.T., S.H.OU and T.T. IIDA (1966) Grassy stunt disease of rice and its transmission by the planthopper *Nilaparvata lugens* STÅL. *Plant Dis. Rep.* 50:453-456.
- ROSENBERG, L.J. and J.I. MAGOR (1983) Flight duration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Ecol. Entomol.* 8:341-350.
- ROSSING, W.A.H., J.J.R. GROOT and H.J.W. van ROERMUND (1989) Simulation of aphid damage in winter wheat; a case study. In: *Simulation and systems management in crop protection*. (R. RABBINGE, S.A. WARD and H.H.van LAAR eds.) Wageningen: Pudoc, pp.240-261.
- SATO, A. and K. SOGAWA (1981) Biotypic variations in the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* UHLER (Homoptera: Deltocephalidae), in relation to rice varieties. *Appl. Entomol. Zool.* 16:55-57.
- 沢田裕一・S.W.G. SOEBROTO (1991) インドネシアにおけるトビイロウンカの生命表分析. 植物防疫 45:373-376.
- SAWADA, H., A. KUSUMAYADI, S.W.G. SUBROTO, E. SUWARDIJAYA and MUSTAGHFIRIN (1993) Comparative analysis of population characteristics of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL, between wet and dry rice cropping seasons in west Java, Indonesia. *Res. Popul. Ecol.* 35:113-137.
- SEINO, H., SHIOTSUKI, Y., OYA, S. and HIRAI, Y. (1987) Prediction of long distance migration of rice planthoppers to Northern Kyushu considering low-level jet stream. *J. Agric. Met.* 43:203-208.
- 菖蒲信一郎・山口純一郎 (1992) 晩生稲レイハウにおけるトビイロウンカの発生とその被害査定. 九農研 54:103.
- SIBAYAMA, M. and T. AKIYAMA (1986a) A spectro radiometer for field use VI. Radiometric estimation for chlorophyll index of rice canopy. *Jpn. J. Crop Sci.* 55:433-438
- SIBAYAMA, M. and T. AKIYAMA (1986b) A spectro radiometer for field use VII. Radiometric estimation of nitrogen levels in field rice canopies. *Jpn. J. Crop Sci.* 55:439-445.
- SIBAYAMA, M. and K. MUNAKATA (1986) A spectro radiometer for field use III. A comparison of some vegetation indices for predicting luxuriant paddy rice

- biomass. *Jpn. J. Crop Sci.* 55:47-52.
- SIVAPRAGASAM, A and A. ASMA (1985) Development and reproduction of the mirid bug, *Cyrtorhinus lividipennis* (Heteroptera: Miridae) and its functional response to the brown planthopper. *Appl. Entomol. Zool.* 20:373-379.
- 寒川一成(1970) トビイロウンカの吸汁習性に関する研究. 第1報 窒素欠乏水稻での吸汁. 応動昆 14:101-106.
- SOGAWA, K (1982) The rice brown planthopper: Feeding physiology and host plant interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 27:49-73.
- 寒川一成(1991) 日印交雑水稻にみられるセジロウンカに対する超感受性現象について. 九農研 53:92.
- 寒川一成(1992) イネウンカ個体群の吸汁によるイネからの乾物収奪動態のモデル化. 九農研 54:104.
- SOGAWA, K (1992) Rice brown hopper (BPH) immigrants in Japan change biotype. *Int. Rice Res. Newsletter* 17(2):26-27.
- 寒川一成・佐藤昭夫(1981) 稲品種に対する寄生性を異にするツマグロヨコバイ個体群. 応動昆 25:280-285.
- 寒川一成・平井剛夫・渡邊朋也(1988) 1987年のトビイロウンカの発生の特徴 -九州を中心として-. 植物防疫 42:205-208.
- 寒川一成・渡邊朋也(1989) 九州農業試験場の予察灯資料にみるイネウンカ類の長期的発生変動の概要. 九病虫研会報 35:65-68.
- SOUTHWOOD, T. R. E. and W. F. JEPSEN (1962) Studies on the population of *Asinell frit* L. (Dipt. Chloropidae) in the oat crop. *J. Anim. Ecol.* 31:481-495.
- 末永一(1985) 九州蝗遂風土記. 福岡:九州病虫害防除推進協議会, 86 p.
- 末永一・中塚憲次(1958) 稲ウンカ・ヨコバイ類の発生予察に関する綜説. 病虫害発生予察特別報告第1号 農林省振興局植物防疫課 468 p.
- SUZUKI, N. N. HOKYO and K. KIRITANI (1991) Analysis of injury timing and compensatory reaction of soybean to feeding of the southern green stink bug and the bean bug. *Appl. Ent. Zool.* 26:279-287.
- 鈴木芳人・寒川一成・清田洋次(1993) セジロウンカ卵期の死亡要因の評価. 九病虫研報 39:78-81.
- 高木信一・杉野多万司・西野操(1962) 病虫害発生予察事業における実態調査法の研究. 病虫害発生予察特別報告第9号 農林省振興局植物防疫課 74 p.
- TAKAMI, S., T. KOBATA and C. H. M. van BAVEL (1990) Quantitative method for analysis of grain yield in rice. *Agron. J.* 82:1149-1153.

- 高見晋一・小林和彦(1994) 植物生育シミュレーション. 新しい農業気象・環境の科学(日本農業気象学会編), 東京:養賢堂, pp.174-206.
- 田中幸一(1989) 農耕地におけるクモ類の働き. 植物防疫 43:34-39.
- 寺本 健・横溝徹世敏(1992) カタグロミドリメクラガメがトビイロウンカの増殖に及ぼす影響. 九病虫研報. 38:57-62.
- 都築 仁・浅山 哲・大石一史・上林 譲(1983a) イネミズゾウムシの被害解析 I. イネの生育ならびに収量に及ぼす成虫放飼密度の影響. 応動昆 27:211-218.
- 都築 仁・浅山 哲・滝本雅章・下畑次夫・粥見惇一・小林莊一(1983b) イネミズゾウムシの被害解析 II. 成虫および幼虫による被害と被害許容密度の推定. 応動昆 27:252-260.
- VARLEY, G.C. and G.R. GRADWELL (1960) Key factors in population studies. *J. Animal Ecol.* 29:399-401.
- WADA, T. and M.N. NIK (1992) Population growth pattern of the rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera*, in the Muda area, west Malaysia. *JARQ* 26:105-114.
- 和田 節・渡邊朋也・田中幸一・M.N. NIK (1992) ムダ地区におけるウンカ類の天敵. 熱帯農研集報 73:110-125.
- 渡辺 直(1967) トビイロウンカとヒメトビウンカのはね型決定に及ぼす密度効果. 応動昆 11:57-61.
- 渡邊朋也・清野 豁(1988) 長距離移動性ウンカ類全国予察灯データベース. 農林水産試験研究におけるソフトウェア開発・利用研究会 講要 pp.84-85.
- 渡邊朋也・清野 豁・北村實彬・平井剛夫(1988) 長距離移動性ウンカ類の移動予知のためのコンピュータプログラム. 応動昆 32:82-85.
- 渡邊朋也・清野 豁・北村實彬・平井剛夫(1990) 高層天気図を利用した長距離移動性ウンカ類飛来時期予測のためのコンピュータプログラム(LLJET). 九州農試報告 26:233-260.
- WATANABE, T., T. WADA and N.K. NIK (1992) Parasitic activities of egg parasitoids on the rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* (STÅL) and *Sogatella furcifera* (HORVÁTH) (Homoptera: Delphacidae), in the Muda area, Peninsular Malaysia. *Appl. Entomol. Zool.* 27:205-211.
- 渡邊朋也・田中幸一(1993) イネウンカ類個体数調査における見取り法の調査効率. 九病虫研報 39:64-66.
- WILLIAMS, D.L., R.F. NELSON and C.L. DOTTAVIO (1985) A georeferenced LANDSAT digital database for forest insect-damage assessment. *Int. J.*

Remote Sensing 6:634-656.

WOIWOD, I.P. and G.M. TATCHELL (1984) Computer mapping of aphid abundance.

In: *Proc. 1984 British Crop Protection Conf. Pests and Diseases*, pp. 675-683.

WOMACK, C.L. (1984) Reduction in photosynthetic and transpiration rates of alfalfa caused by potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) infestation.

J. Econ. Entomol. 77:508-513.

矢島正晴 (1988) 水稻の生育診断・予測 ―その現状と今後の課題― 農業および園芸 63:1013-1018.

山本晴彦・寒川一成・渡邊朋也・樋口博也 (1991) 分光反射特性を用いた食葉性害虫による被害葉面積率の推定. 農業気象 47:15-20.

YAMAMOTO, H. and H. HONJO (1993) Evaluation of the leaf area index and the biomass of crop canopies by spectral reflectivity. *J. Agr. Met.* 48:871-874.

山中正博・嶽本弘之・藤吉 臨・吉田桂輔 (1989) 水稻移植時期の違いがトビイロウンカの発生量に及ぼす影響. 福岡農総試研報 A. 9:51-56.

山下幸彦・深町三朗 (1982) コブノメイガ及びトビイロウンカ捕集箱の試作. 九病虫研報 28:111-113.

横溝徹世敏・難波信行・小川義雄 (1990) 長崎県におけるウンカ類の飛来量の地域特性. 九病虫研会報 36:85-89.

吉田昌一 (1981) [村山 登・吉田よし子・長谷川周 一・木永一博 訳, 1986] 稲作科学の基礎. 東京: 博友社, 316p.